Ergebnisse*)
der in dem Atlantischen Ozean
von Mitte Juli bis Anfang November 1889
ausgeführten
Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung.
Auf Grund von
gemeinschaftlichen Untersuchungen einer Reihe von Fach-Forschern
herausgegeben von
Victor Hensen,
Professor der Physiologie in Kiel

Bd. I. A. Reisebeschreibung von Prof. Dr. O. Krümmel, nebst Anfügungen einiger Vorberichte über die Untersuchungen.
B. Methodik der Untersuchungen von Prof. Dr. V. Hensen.
C. Geophysikalische Beobachtungen v. Prof. Dr. O. Krummel.
Bd. II. D. Fische von Prof. Dr. G. Pfeffer.
E. a. A. Thaliaceen von M. Traustedt.
B. Verteilung der Salpen von Prof. Dr. C. Apstein.
C. Verteilung der Doliolen von Prof. Dr. A. Borgert.
b. Pyrosomen von Prof. Dr. O. Seeliger.
c. Appendicularien von Prof. Dr. H. Lohmann.
F. a. Cephalopoden von Prof. Dr. G. Pfeffer.
b. Pteropoden von Prof. Dr. P. Schiemenz.
c. Heteropoden von demselben.
d. Gastropoden mit Ausschluß der Heteropoden und Pteropoden von Prof. Dr. H. Simroth.
e. Acephalen von demselben.
f. Brachiopoden von demselben.
G. a. α. Halobatiden von Prof. Dr. Fr. Dahl.
β. Halacarinen von Prof. Dr. H. Lohmann.
b. Decapoden und Schizopoden von Prof. Dr. A. Ortmann.
c. Isopoden, Cumaceen u. Stomatopoden v. Dr. H. J. Hansen.
d. Cladoceren und Cirripedien von demselben.
e. Amphipoden I. Teil von Prof. Dr. J. Vosseler.
e. Amphipoden II. Teil von demselben.
f. Copepoden von Prof. Dr. Fr. Dahl.
g. Ostracoden von Dr. V. Vávra.
H. a. Rotatorien von Prof. Dr. C. Zelinka.
b. Alciopiden und Tomopteriden von Prof. Dr. C. Apstein.
c. Pelagische Phyllodociden und Typhloscoleciden von Prof. Dr. J. Reibisch.
d. Polychaeten- und Achaetenlarven von Prof. Dr. Häcker.
e. Sagitten von Dr. Rud. v. Ritter-Záhony.
f. Polycladen von Dr. Marianne Plehn.
g. Turbellaria acoela von Dr. L. Böhmig.
J. Echinodermenlarven von Dr. Th. Mortensen.
K. a. Ctenophoren von Prof. Dr. C. Chun.
b. Siphonophoren von demselben.
c. Craspedote Medusen von Prof. Dr. O. Maas.
d. Akalephen von Prof. Dr. E. Vanhöffen.
e. Anthozoen von Prof. Dr. E. van Beneden.
Bd. III. L. a. Tintinnodeen. Atlas und Erklärungen dazu von Prof. Dr. K. Brandt.
Systematischer Teil von demselben.
b. Holotriche und peritriche Infusorien, Acineten von Prof. Dr. L. Rhumbler.
c. Foraminiferen. I. Teil } von Prof. Dr. L. Rhumbler.
Foraminiferen. II. Teil }
d. Thalassicollen, koloniebildende Radiolarien von Prof. Dr. K. Brandt.
e. Spumellarien von Dr. F. Dreyer.
f. α. Acanthometriden von Dr. A. Popofsky.
β. Acanthophractiden von demselben.
g. Monopylarien von Dr. F. Dreyer.
h. 1 u. ff. Tripyleen von Prof. Dr. A. Borgert unter Mitwirkung von Dr. F. Immermann und Dr. Wilhelm J. Schmidt.
1. Anlacanthiden von Dr. F. Immermann.
2. Tuscaroriden
3. Atlanticelliden } von Prof. Dr. A. Borgert.
4. Medusettiden }
5. Conchariden
6. Castanelliden von Dr. Wilhelm J. Schmidt.
7. Phaeodiniden, Caementelliden und Cannorrhaphiden
8. Circoporiden } von Prof. Dr. A. Borgert.
9. Cannosphaeriden }
10. Porospathiden und Cadiiden }
11. Challengeriden }
Bd. IV. M. a. A. Peridineen, allgemeiner Teil von Prof. Dr. F. Schütt.
B. Spezieller Teil von Dr. E. Jorgensen.
b. Dictyocheen von Prof. Dr. A. Borgert.
c. Pyrocysteen von Prof. Dr. C. Apstein.
d. e. Bacillariaceen.
f. Schizophyceen von Prof. Dr. N. Wille.
g. Bakterien des Meeres von Prof. Dr. B. Fischer.
N. Cysten, Eier und Larven von Prof. Dr. H. Lohmann.
P V. O. Das Leben im Ozean nach Zählungen seiner Bewohner. Uebersicht und Resultate der quantitativen Untersuchungen, redigiert von Prof. Dr. V. Hensen.

*) Die unterstrichenen Teile sind bis jetzt (Mai 1911) erschienen.

Die Tripyleen Radiolarien

der

Plankton-Expedition.

Challengeridae

von

Prof. Dr. A. Borgert
Bonn.

Mit 5 Tafeln und 22 Textfiguren.

KIEL UND LEIPZIG.
VERLAG VON LIPSIUS & TISCHER.
1911.

MBL/WHOI
0 0301 0053711 4

Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung.
Band III. L. h. II.

Die Tripyleen Radiolarien

der

Plankton-Expedition.

II. Allgemeiner Teil.

Bau und Fortpflanzung der Tripyleen

von

Prof. Dr. A. Borgert
Bonn.

Mit 11 Tafeln und 121 Textfiguren.

Kiel und Leipzig.
Verlag von Lipsius & Tischer.
1922.

Druck: August Hopfer, Burg Bz. Mgdbg.

MARINE BIOLOG LIB

Während der erste, spezielle, Teil der vorliegenden Arbeit die atlantischen Tripyleen von systematisch-faunistischen Gesichtspunkten aus behandelt und dabei, entsprechend den besonderen Aufgaben, die die Plankton-Expedition sich gestellt hatte, auch den Fragen der quantitativen Verbreitung dieser Formen nachgeht, sollen im vorliegenden zweiten Teil die Tripyleen allgemein, hinsichtlich ihrer Organisation und ihrer Fortpflanzungsverhältnisse, zum Gegenstand der Betrachtung gemacht werden.

Was die erstere dieser beiden Aufgaben betrifft, so haben uns gerade die Forschungen der Plankton-Expedition die Kenntnis einer ganzen Anzahl bis dahin unbekannter Tripyleen-Arten vermittelt, die für diese Gruppe von Radiolarien für uns völlig neue Verhältnisse des Körperbaues zutage förderten. Wir sehen heute unter den Tripyleen Formen vor uns, die wir als Angehörige dieser Gruppe, ja, als Radiolarien überhaupt, nur deswegen erkennen, weil wir sie durch eine Kette von Zwischengliedern in ununterbrochener Reihe mit unverkennbaren Tripyleen verbunden finden. Andere dieser Spezies beanspruchen wiederum insofern unser besonderes Interesse, als sie Organisationsmöglichkeiten enthüllen, die uns eine innerhalb des Rahmens der Einzelligkeit ganz überraschende Höhe der Entwicklung vor Augen führen.

So können wir auf eine Fülle neuer Befunde schauen, die das Bild, das wir uns vordem von den Tripyleen machten, trotz aller bereits früher bekannten Vielgestaltigkeit erheblich ergänzen und erweitern.

Einen Überblick über diese Dinge im Zusammenhange zu geben, wird Aufgabe des Folgenden sein. Dabei sollen die Bauverhältnisse des Weichkörpers im Vordergrunde stehen. Es kann wohl als ein besonderer Glücksfall betrachtet werden, daß bei der mehr summarischen Konservierung, wie sie dem umfangreichen Material auf großen Expeditionen naturgemäß nur zuteil werden kann, die äußerst zarten Protoplasmastrukturen mancher neuen Formen in geradezu vollkommener Weise erhalten blieben, so daß sich die Verhältnisse ihrer Organisation bis in feine Einzelheiten hinein ermitteln ließen.

Einen breiteren Raum nehmen bei der Behandlung des Weichkörpers die Ausführungen über das »Phaeodium« ein. Die Frage nach der Natur und Herkunft dieser eigenartigen Pigmentbildungen war noch immer nicht genügend geklärt. Auch in diesem Punkte dürften wir einen Schritt weiter gekommen sein.

Wenn ich mich bezüglich der Skelettgebilde mehr auf die Behandlung bestimmter Fragen beschränke, so glaube ich, mir diese engere Begrenzung meiner Aufgabe um so eher gestatten zu dürfen, als diese Dinge, abgesehen von den Ausführungen im speziellen Teil meines Tripyleen-Berichtes, zum Teil schon von anderer Seite eine ausführlichere Behandlung unter verschiedenen Gesichtspunkten erfahren haben und ich auf die einschlägigen Darstellungen hinweisen kann.

Vor allem aber soll in dem vorliegenden allgemeinen Teil eingehend auch die Fortpflanzung der Tripyleen behandelt werden, die ich zum Gegenstand besonderer Untersuchungen gemacht habe. Im Zusammenhange mit den Problemen der quantitativen Planktonforschung, die in ihren Grundzügen Fragen bevölkerungsstatistischer Natur sind, dürfte alles, was uns einen tieferen Einblick in die Art der Vermehrung vermittelt, unser besonderes Interesse beanspruchen.

Durch Auffindung nahezu lückenloser Entwicklungsreihen innerhalb der verschiedenen Fortpflanzungsarten, wie ich sie bei dem von mir hauptsächlich untersuchten Objekt, *Aulacantha scolymantha* antraf, konnte ich das so lange über diese Fragen gebreitete Dunkel für die betreffende Art — die übrigens für die Tripyleen in weiterem Umfange typische Verhältnisse darbietet — klären und dabei Entwicklungsgänge feststellen, die, was Mannigfaltigkeit und Eigenartigkeit des Bildes betrifft, ein Gegenstück liefern zu der Vielgestaltigkeit der äußeren Erscheinungsformen und inneren Gestaltungen bei unseren Radiolarien.

Ich begrüße es als eine erfreuliche Tatsache, daß in neuerer Zeit von anderen Forschern wertvolle Beiträge zu diesem Kapitel geliefert wurden, die meine Befunde teils bestätigen, teils, indem andere Arten untersucht wurden, erweitern. Ich habe die Resultate dieser Untersuchungen an entsprechender Stelle, meist unter Wiedergabe der von den betreffenden Autoren gegebenen Abbildungen, in die Darstellung eingefügt. Auch sonst habe ich vielfach zur Ergänzung meines Figurenmaterials, in der einschlägigen Literatur sich findende Bilder reproduziert.

Wo ich über meine eigenen Befunde berichte, habe ich mich zum Teil an meine früheren Ausführungen gehalten. In anderen Fällen gebe ich sie gekürzt, gelegentlich aber auch in erweiterter Gestalt. Mit Rücksicht darauf, daß manches an anderem Orte bereits ausführlicher von mir behandelt wurde, was hier nur flüchtig gestreift werden soll, oder von der Betrachtung ganz ausscheidet, sei für alle Fälle außerdem noch auf die aus dem Literaturverzeichnis ersichtlichen Einzelveröffentlichungen verwiesen.

* * *

Ein Wort noch über den Zeitpunkt der Veröffentlichung dieser Arbeit.

Die Tatsache, daß der zweite Teil meines Tripyleen-Berichtes vor Abschluß des nahezu vollendet vorliegenden ersten Teiles erscheint, findet ihren Grund darin, daß die wenigen noch nicht bearbeiteten Einzelgruppen in den Händen anderer Mitarbeiter sind oder sich zum Teil wenigstens bis vor einiger Zeit befanden. Für eine der beiden noch fehlenden Lieferungen steht die Veröffentlichung, wie ich zu meiner Freude mitteilen kann, nahe bevor, bezüglich des andern Beitrages glaube ich ein baldiges Erscheinen in Aussicht stellen zu dürfen. Der hier vorliegende zweite Teil wäre längst dem Druck übergeben, wenn nicht der Krieg mit seinen Nachwirkungen eine jahrelange Verzögerung herbeigeführt hätte.

I. Bau des Tripyleenkörpers.

Nachdem R. Hertwig (1879) in seinem Werk »Der Organismus der Radiolarien« die ersten näheren Angaben über den Bau des Tripyleenkörpers veröffentlicht und damit die Grundlage für alle weiteren Untersuchungen über diesen Gegenstand geschaffen hatte, war es vor allem Haeckel (1887), der durch seinen Bericht über die Radiolarien der »CHALLENGER«-Expedition unsere Kenntnis der Organisationsverhältnisse, besonders der mannigfachen Skelettbildungen dieser interessanten Tierformen, in reichem Maße förderte. Ergänzt und weiter ausgebaut wurden die Resultate dieser Untersuchungen dann durch die Arbeiten einer Reihe späterer Autoren, wie Borgert, Haecker, Immermann, Karawaiew, Mielck, Schröder und Andere.

Was seit der Fahrt des »CHALLENGER« von neuen, durch ihre eigenartigen Bauverhältnisse sich auszeichnenden Formen bekannt geworden, ist auch zum Teil von ganz besonderer Art. Ich weise z. B. auf die Planktonetten hin, jene höchstdifferenzierten aller Radiolarien, mit ihren vollendeten Schwebapparaten, der blasenförmig erweiterten Zentralkapsel und dem merkwürdigen »Floß«, mit ihrem sonderbaren Diaphragma vor den zahlreichen, in besonderer Weise angeordneten Kapselöffnungen und den wunderbar fein ausgestalteten Schalenfortsätzen. Ich nenne ferner die den eben erwähnten Arten nahe verwandten, aber einfacher gebauten, Nationaletten, bei denen die blasenartig aufgetriebene Zentralkapsel frei zutage liegt, während das Skelett zu einer kleinen, der umfangreichen Kapsel einseitig angefügten stacheltragenden »Außenschale« reduziert ist. Vor allen Dingen aber seien die sonderbarsten unter den Tripyleen, die Atlanticelliden, erwähnt, die nicht allein durch die gelegentlich geradezu abenteuerliche Gestalt ihres, mit mehr oder minder langen Fortsätzen ausgestatteten blasenartigen Weichkörpers auffallen, sondern die auch, soweit der Organismus nicht nur aus einer nackten Zentralkapsel besteht, innerhalb ihres relativ engen Kreises von Arten die verschiedensten Ausbildungsstufen des Kieselskelettes verwirklicht zeigen. Dazu gesellen sich bei ihnen noch spezielle protoplasmatische Innenstrukturen, die weiter dazu beitragen, diesen Formen ihr ganz eigenes Gepräge zu verleihen. Sie sollen im Folgenden im Rahmen der Allgemeinheit besondere Berücksichtigung finden.

A. Der Weichkörper.

Die Zentralkapsel.

Lage und Zahl.

Die Zentralkapsel der Tripyleen pflegt dort, wo ein Skelett entwickelt ist, innerhalb des von dem Skelett gebildeten Hohlraumes zu liegen, und zwar entweder annähernd im Mittelpunkt oder im aboralen Teil desselben. Letzteres beobachten wir vor allem bei den mit einer Schalenmündung ausgestatteten Formen. Nur in denjenigen Fällen, wo die Zentralkapsel durch Auftreibung zu einem blasenartigen Schwimmapparat umgestaltet ist, finden wir besondere Verhältnisse, indem das Skelett hier gelegentlich als einseitig gelagerter Anhang der Zentralkapsel erscheint.

Hinsichtlich der Zahl der Zentralkapseln ist zu bemerken, daß, abgesehen von den Zeiten der Teilung, der Körper der Tripyleen im Allgemeinen nur eine Zentralkapsel enthält. Es

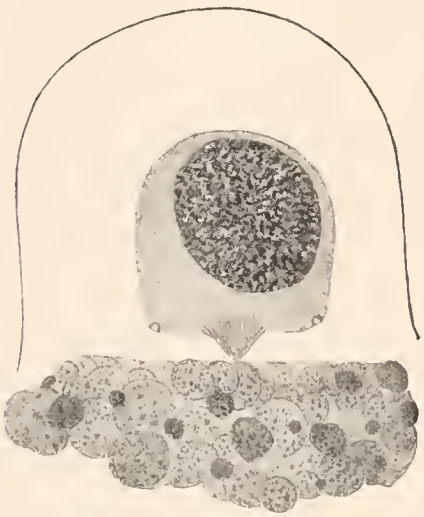


Fig. 1. *Gazelletta sp.* Borgert.
Zentralkapsel und Phaeodium.
Die Schale ist durch eine einfache Linie angedeutet. Vergr. 500fach. Original.

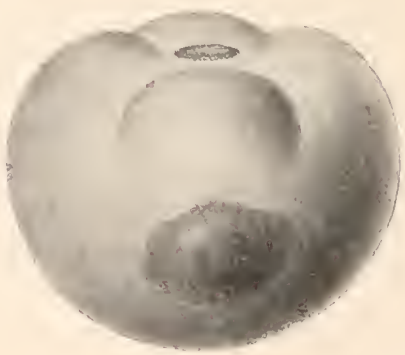


Fig. 2.
Zentralkapsel von *Atlanticella sp.* Borgert.
Original.

gibt aber auch eine Reihe von Arten, bei denen der zweikapselige Zustand nicht eine Ausnahme, sondern die Regel darstellt. Diese Erscheinung wurde zuerst bei den Tuscaroriden beobachtet (vgl. Borgert **1905**). V. Haecker hat dann solche, normalerweise mit zwei Zentralkapseln ausgestatteten, von ihm als »dicystin« bezeichneten Arten[1]) auch in anderen Familien festgestellt, so werden von ihm außer den Tuscaroriden die Astracanthiden dieser Kategorie zugerechnet und unter den Aulacanthiden mehrere Arten der Gattungen *Aulographis, Auloceros* und *Aulokleptes.* Aber noch weiter erstreckt sich der Kreis. So gibt es auch unter den skelettlosen Formen (oder Entwicklungsstadien) solche, die die Erscheinung der Dicystinie zeigen. Aus der Reihe der Phaeodiniden führt V. Haecker in diesem Zusammenhange *Phaeocolla valdiviae* auf, die

[1]) Im Gegensatz zu den im Ruhezustand einkapseligen oder »monocystinen« Formen.

allerdings seiner Meinung nach »wahrscheinlich nur den skelettlosen Jugendzustand einer dicystinen Aulacanthidenart darstellt«. Als anderes Beispiel mag die (**1909b**) von mir beschriebene *Phaeocolla ambigua* hier genannt sein. Auf diese Dinge, ebenso auf die sog. »Kolonien«, bei denen bis zu 16 Zentralkapseln beisammen gefunden wurden, wird weiter unten bei Behandlung der Fortpflanzungsverhältnisse noch einmal zurückzukommen sein.

Gestalt der Zentralkapsel.

Fassen wir das Gros der Tripyleen ins Auge, so gilt die kugelige oder ellipsoidische Form der Zentralkapsel als Regel, von der jedoch mancherlei Abweichungen vorkommen. So waren bereits Haeckel bei den Tuscaroriden anders gestaltete, nämlich nierenförmige, Zentralkapseln zu Gesicht gekommen. Tatsächlich unterliegt auch gerade innerhalb dieser Familie die Zentralkapsel in ihrer äußeren Erscheinung einem besonderen Wechsel. Bei *Tuscarora nationalis* fand ich sie von länglich drehrunder Form, bisweilen etwas abgeflacht und dann nicht selten zugleich gekrümmt. Ganz flache, konvex-konkave, mit ihrer konvexen Seite der Innenwand der Schale anliegende Zentralkapseln beobachtete ich bei *Tuscarusa globosa.* V. Haecker sah bei Tuscaroriden außer nieren- oder bohnenförmigen Zentralkapseln auch solche von wurst- oder walzenähnlicher Gestalt.

Fig. 3. Zentralkapsel von *Cornucella maya* Borgert.
Der protoplasmatische Inhalt ist fortgelassen; von den langen Fortsätzen ist nur der basale Teil gezeichnet. Original.

Dort, wo die Zentralkapsel zu einer mächtigen Blase vergrößert ist, wie bei *Planktonetta,* ist sie in ihrer Form von dem Schalenhohlraum abhängig, den sie vollständig ausfüllt. Dementsprechend ist sie bei der genannten Gattung etwa ei- oder birnenförmig, am aboralen Pole zugespitzt. Dazu kann bei diesen und nahe verwandten Formen noch eine ausgesprochene Abplattung der oralen Fläche treten, wie dies an den weiter unten abgebildeten Schnitten (Textfig. 4 und 12) zu erkennen ist. Auch *Gazelletta* sp. (Textfigur 1) zeigt eine solche orale Abflachung an ihrer Zentralkapsel.

Die stärksten Abweichungen von der Norm und gleichzeitig die größte Mannigfaltigkeit der Gestalt beobachten wir bei den von mir in der Familie der Atlanticelliden vereinigten Arten, die einer Umhüllung der blasenartigen Zentralkapsel durch eine geschlossene Schalenbildung entbehren oder auch völlig skelettlos sind. Neben der kugeligen oder ellipsoidischen Grundform, wie sie bei den Gattungen *Halocella* und *Miracella* noch besteht, finden wir eine apfel- oder tomatenähnliche Gestalt der freiliegenden Zentralkapsel bei dem Genus *Atlanticella* selbst (Textfigur 2), während bei den Gattungen *Lobocella* und *Cornucella* entweder kurze und breite Aussackungen oder lange und dünne Fortsätze der Zentralkapsel ein außerordentlich wechselndes, oft geradezu bizarres, Aussehen verleihen (vgl. Textfigur 3 und 26)[1]).

Die Kapselmembran.

Die äußere Hülle der Zentralkapsel wird von einer kräftigen Membran gebildet, die in der Mehrzahl der Fälle zweischichtig ist und alsdann aus einer derberen Ektocapsa und einer feineren Endocapsa besteht. Bei dem lebenden Tiere liegen beide Membranen dicht aufeinander; ein Zwischenraum zwischen den beiden Schichten dürfte sich nur bei abgestorbenen oder schlecht konservierten Exemplaren finden.

Die Zusammensetzung der Membran aus zwei Schichten, die von R. Hertwig zuerst festgestellt und die als charakteristische Eigentümlichkeit der Tripyleenzentralkapsel im Allgemeinen angegeben zu werden pflegt, ist bei manchen Formen leicht und deutlich zu erkennen; als Beispiele nenne ich, um nur einige anzuführen, die Mehrzahl der Atlanticelliden-Arten, die Aulacanthiden, die Aulosphaeriden, die großen Medusettiden. In manchen anderen Fällen hat es jedoch nicht glücken wollen, das Vorhandensein zweier gesonderter Schichten der Hüllmembran nachzuweisen, und so hat denn auch schon V. Haecker darauf aufmerksam gemacht (**1908**, p. 3), daß diesem Merkmal für die Gruppe offenbar nicht jene systematische Bedeutung zukommt, die ihm gelegentlich beigelegt wird.

Bezüglich der Ausbildung der Kapselmembran sind weiter noch gewisse Einzelheiten hervorzuheben. So wies ich bereits früher (**1906b**, p. 141) darauf hin, daß bei *Planktonetta* die Ektocapsa eine Verkieselung zu erfahren scheine und daß die relativ weiche, gegen starke Alkalien und Säuren wenig widerstandsfähige Schalenwandung wahrscheinlich nichts anderes sei, als eben die durch Kieseleinlagerung verstärkte äußere Schicht der Kapselmembran. Mit dieser Auffassung steht sehr gut die von Haecker (l. c., p. 620 und 621) mitgeteilte Beobachtung im Einklang, daß die zweischichtige Hülle der jungen Zentralkapsel von *Planktonetta* in der äußeren Lage lichtbrechende Körnchen enthält, die Haecker als »Kieselkonkremente« ansehen zu dürfen glaubt. Er wendet deswegen für die äußere Hüllschicht hier die Bezeichnung »provisorische Kieselhülle« an.

Eine sehr merkwürdige Ausbildung zeigt ferner nach den Untersuchungen Haeckers (**1908**) und Schröders (**1913**) vielfach die Zentralkapselhülle bei den Challengeriden. Während sie im einfachsten Falle den gewohnten zweischichtigen Bau ohne irgendwelche Besonderheiten

[1]) Siehe außerdem A. Borgert **1906a** und **1913**.

der beiden Membranlagen aufweist, läßt sie bei anderen Gelegenheiten, und zwar bei einer und derselben Art, in der Flächenansicht »ein System von mäandrisch gewundenen Leisten« erkennen. Im Querschnitt sieht man eine sehr stark verdickte äußere Hüllschicht vor sich, der die erwähnten Bildungen angehören und an der sie eine ziemlich regelmäßige Querbänderung oder

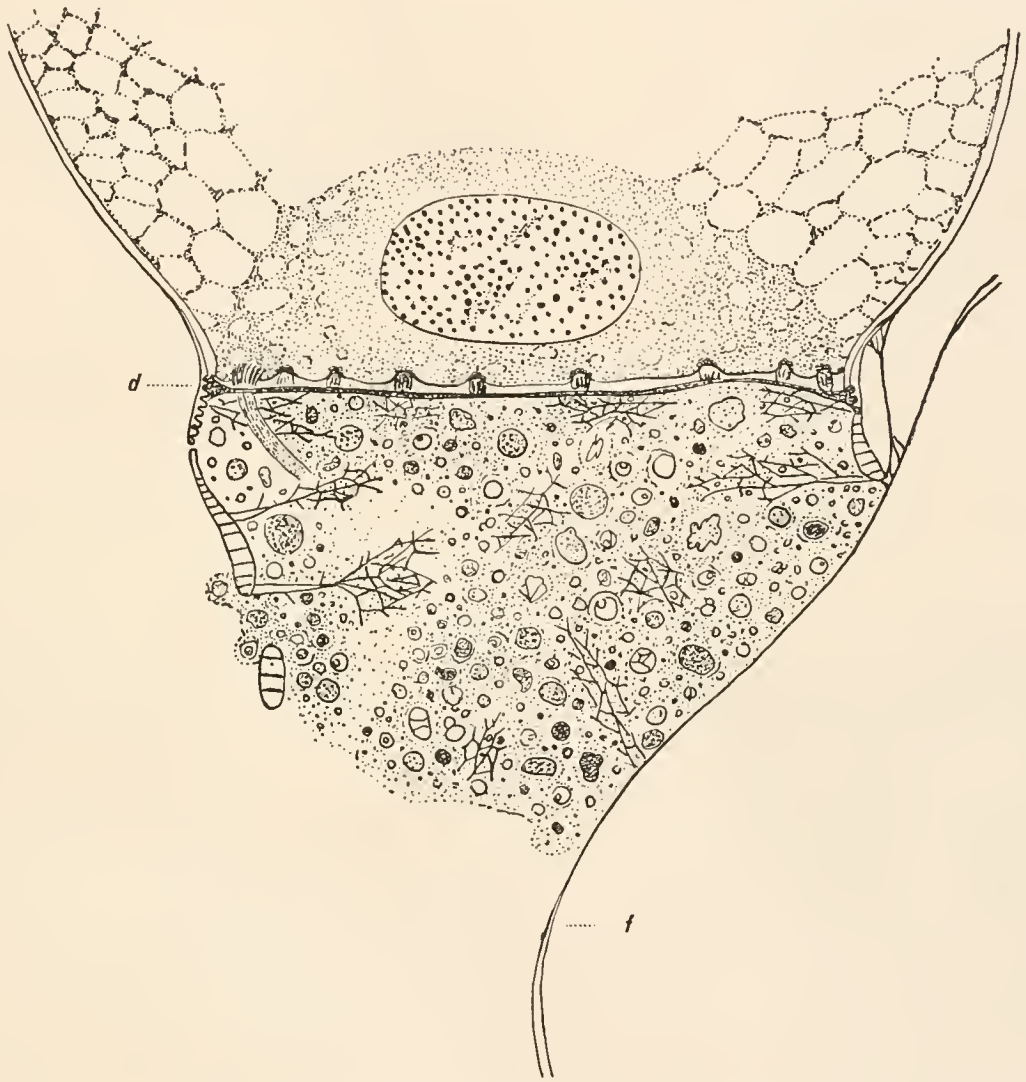


Fig. 4. *Planktonetta atlantica* Borgert. Schnittbild.
Oben ein Teil der Schale mit dem Inhalt, im unteren Teile rechts bei *f* das Floß, *d* Diaphragma. Oberhalb des Diaphragma die laminated projections Fowlers (auch als »processes of attachment« oder »suspensory processes« bezeichnet), links davon, nahe dem Rande, das Bündel der »communicating tubes«. Nach Fowler.

Querstrichelung hervorrufen. Dazu kommt als zweite Schicht eine dünne innere Membran, die bei Betrachtung von der Fläche her »von dichtstehenden weiten Poren durchsetzt« erscheint. Haecker glaubte anfänglich die eigentümliche Struktur der Außenschicht auf eingelagerte Kieselplättchen zurückführen zu sollen, überzeugte sich aber, daß diese Annahme irrig war. Schröder gibt an, daß er diese Art der Membranbildung bei den meisten der von ihm

geschnittenen Exemplare — er beschäftigte sich dabei besonders mit der auch von Haecker untersuchten *Challengeria Naresi* — beobachtet habe. Über die Natur der merkwürdigen Strukturen konnte auch Schröder, wie es scheint, nicht zur Klarheit gelangen.

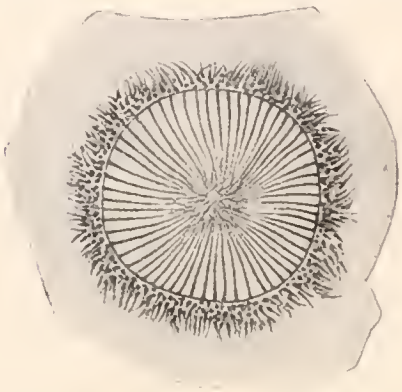


Fig. 5. *Atlanticella sp.* Borgert. Zottenkranz in der Umgebung des Strahlendeckels. Original.

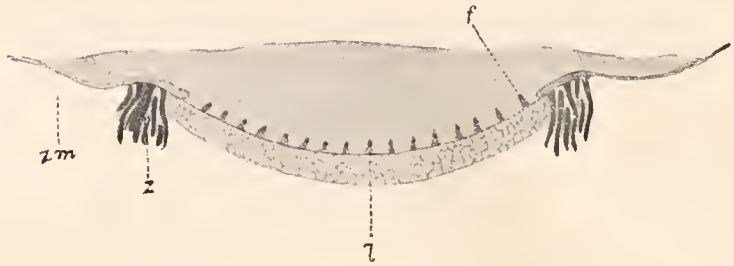


Fig. 6. *Atlanticella planktonica* Borgert. Tangentialer Schnitt durch die Region des Zottenkranzes. *zm* Zentralkapselmembran, *z* Zottenkranz, *l* Lamelle, *f* Fibrille. Nach Schröder.

An dieser Stelle dürfte auch das bei gewissen Medusettiden sich ausgebildet findende »**Diaphragma**« zu erwähnen sein. Es wurde von Fowler (**1903**) zuerst bei *Planktonetta,* dann (**1904**) ebenfalls von ihm bei *Nationaletta*[1]) aufgefunden, später auch von Haecker bei diesen Formen beobachtet und näher beschrieben. Das Diaphragma stellt nach Angabe der genannten beiden Forscher eine Verdickung der oralen Partie der äußeren Zentralkapselmembran dar. Es besitzt bei *Planktonetta* die Gestalt einer runden Platte mit verstärktem Rande, die sich wie ein Trommelfell über einem Paukenkessel in dem von der Schalenmündung gebildeten Ringe ausspannt, so den Hohlraum der Schale nach außen abschließend. Was den Bau des Diaphragma im Einzelnen betrifft, so ist es eine derbe Bildung, die eine fibröse Struktur zeigt oder, nach Haecker, eine Zusammensetzung aus einzelnen (vier bis fünf) Lamellen erkennen läßt. Der verdickte Rand weist zapfenartige Fortsätze auf, mittels deren er in entsprechende Einsenkungen am Mündungsrande der Schale eingreift (vgl. Textfigur 4 und 12 bei *d*).

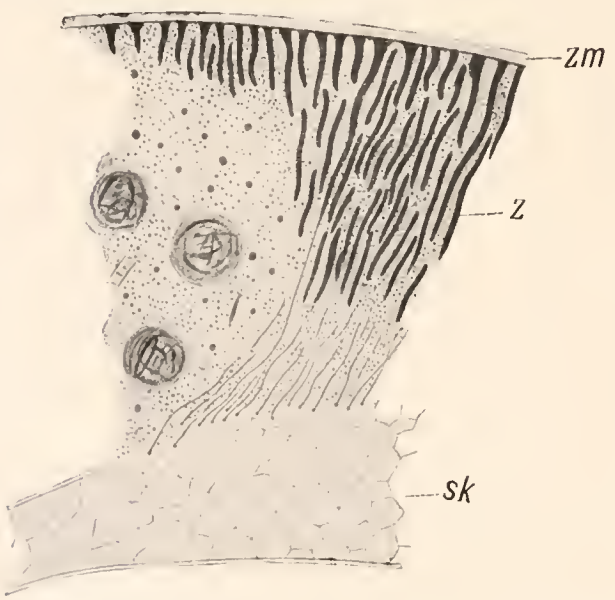


Fig. 7. Tangentialer Schnitt durch den Zottenkranz von *Atlanticella planktonica* Borgert, die Festheftung der Zotten am Skelett zeigend. *Zm* Zentralkapselmembran, *Z* Zotten, *Sk* Skelett. Nach Schröder.

[1]) Die Gattung *Nationaletta* wurde erst später (**1906a**, p. 118) von mir aufgestellt, indem ich sie von dem Genus *Gazelletta* abtrennte. Fowler wendet noch die ältere Bezeichnung an.

Ähnlich liegen die Dinge bei der nahe verwandten *Nationaletta,* nur, daß das Diaphragma hier an seiner Peripherie nicht etwa in entsprechende Vertiefungen am Rande der Außenschale eingesenkt erscheint (vgl. Textfigur 13, Seite 15). Fowler nimmt vielmehr an, daß es mit dem kieseligen, sich zwischen den Armen ausspannenden Maschenwerk im Zusammenhange steht.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß dieser Bildung eine weitere Verbreitung unter den Medusettiden zukommt. Die auffallend scharfe Begrenzung der außen liegenden Phaeodiummassen gegen den Hohlraum der Schale, wie man sie beispielsweise bei Gazelletten beobachten kann (vgl. Textfig. 1, *Gazelletta sp.*), legt diesen Gedanken nahe.

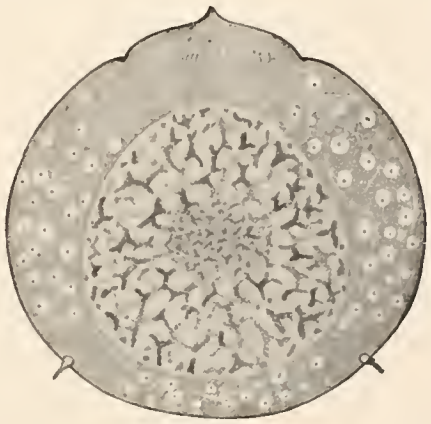


Fig. 8. Medianer Frontalschnitt durch eine Tripyleenzentralkapsel. Oben in der Figur die Hauptöffnung, am untern Rande rechts und links die Nebenöffnungen. Original.

Als Teil der Ektocapsa ist endlich auch wohl noch der der Kapselmembran von *Atlanticella* äußerlich aufsitzende orale »**Zottenkranz**« aufzuführen, der bei diesen Formen als Aufhängeapparat für das Skelett dient. Er besteht aus zahlreichen in Gestalt eines Ringes angeordneten fibrillenartigen Gebilden, die, im basalen Teil verdickt, sich weiterhin in dünne Fäden umwandeln und sich mit einer knopfartigen kleinen Anschwellung an das Skelett ansetzen (vgl. Textfigur 5 bis 7). Schröder (**1913**), dem wir die Einzelheiten über den Bau dieser Differenzierungen und Aufklärung über ihre Funktion verdanken, gibt noch an, daß die ringförmige Partie der Kapselmembran, die die Zotten trägt, etwas verdickt ist. Die Zotten selbst entspringen auf einer feinen, mittels Hämatoxylin stark färbbaren Außenschicht der Membran.

Die Kapselöffnungen.

Wenngleich ich für die in dem vorliegenden Werk behandelte Gruppe von Radiolarien den von R. Hertwig (**1879**) eingeführten Namen »Tripyleen« beibehalten habe und die späteren Forscher, die sich mit diesen Formen beschäftigt haben, mir darin gefolgt sind, so werden wir uns doch gegenwärtig zu halten haben, daß die Eigenschaft, auf die die Bezeichnung begründet ist, wohl der Mehrheit der hierher gehörenden Arten zukommt, daß jedoch, was Zahl und Anordnung der Öffnungen der Kapselmembran betrifft, eine weit größere Verschiedenheit besteht, als die früheren Untersuchungen vermuten ließen.

Zahl und Lage der Öffnungen.

Die typische Tripyleenzentralkapsel, wie wir sie durch R. Hertwig kennen lernten, weist, falls sie nicht in Teilung begriffen ist, drei Öffnungen auf, eine Hauptöffnung (Astropyle) und zwei Nebenöffnungen (Parapylen) (vgl. Textfig. 8). Die erstere bezeichnet den oralen Pol der Zentralkapsel, während die beiden letzteren an der entgegengesetzten Seite der Zentralkapsel, jederseits in gleicher Entfernung von dem aboralen Pole, ihre Lage haben. Wo sich eine besondere Schalenmündung ausgebildet findet, ist die Hauptöffnung dieser zugewendet.

Die Ebene, in der die drei Öffnungen liegen, ist »Frontalebene«, die durch die beiden Pole hindurchgehende Achse »Hauptachse« genannt worden. Ich werde diese Bezeichnungen in den weiteren Ausführungen beibehalten.

Drei in der eben geschilderten, charakteristischen Weise angeordnete Öffnungen wurden bei Arten der folgenden Familien nachgewiesen: Aulacanthiden, Aulosphaeriden, Sagosphaeriden, Coelodendriden, Castanelliden, Tuscaroriden, Conchariden, Circoporiden. Ferner finden wir echte Tripyleen innerhalb der Familie der Phaeodiniden (Gattung *Phaeodina*) sowie bei Vertretern der Caementelliden.

In anderen Fällen ließ sich nur das Vorhandensein einer Astropyle feststellen. So besitzen ausschließlich eine Hauptöffnung die Haeckerschen Astracanthiden und die Mehrzahl der

Fig. 9. *Challengeria Naresi* (John Murray). Zentralkapsel mit zwei Astropylen und zwei Parapylen. Schnittbild nach Haecker.

Atlanticelliden. Auch bei manchen Medusettiden, Challengeriden, Cannosphaeriden, Phaeodiniden und Caementelliden konnte mit Sicherheit von Öffnungen nur eine Astropyle aufgefunden werden.

Bei den kleinsten Formen der ganzen Gruppe, bei Porospathiden und Cadiiden, war es bisher überhaupt nicht möglich, irgendwelche Öffnungen in der Kapselmembran — nicht einmal die wegen ihrer bedeutenderen Größe sonst meist leicht erkennbare Hauptöffnung — nachzuweisen. Allerdings fehlte hier bisher, wie auch in vielen Fällen sonst noch, das für genauere Untersuchungen an Schnittserien nötige Material[1]).

[1]) Für die von mir (1909b) beschriebene *Phaeocolla pygmaea*, die mir allerdings nur in einer beschränkten Zahl von Exemplaren, in Balsam eingeschlossen, vorlag, gab ich an, daß ich an ihrer Zentralkapsel weder eine Astropyle, noch Parapylen aufzufinden vermochte. Nach Untersuchungen von Mielck (1912), der die gleiche kleine Tripyleen-Art in der Nordsee nachweisen und an Schnittpräparaten untersuchen konnte, scheint sie eine einfach gebaute Hauptöffnung ohne »eigentliches abgesetztes Operculum« am oralen Pole ihrer Zentralkapsel zu besitzen. Parapylen fand jedoch auch Mielck nicht.

Im Gegensatz zu den letzterwähnten Erscheinungen einer Reduktion der Zahl der Kapselöffnungen sehen wir auf der andern Seite gelegentlich auch eine Vermehrung dieser Bildungen eintreten. Eine derartige Erhöhung der Astropylenzahl wurde beispielsweise innerhalb der Familie der Challengeriden beobachtet, bei denen die Dreizahl der Öffnungen sonst auch wohl die Regel bilden dürfte. Nach Haecker (**1908**, p. 250, Taf. LII, Fig. 429) besitzt z. B. *Challengeria Naresi* (John Murray) statt einer: zwei Astropylen, die an der oralen Seite der Zentralkapsel symmetrisch in einiger Entfernung vom Pole ihre Lage haben, sich also hier in entsprechender Weise angeordnet zeigen, wie die Parapylen auf der aboralen Hälfte (vgl. Textfigur 9).

Diese Befunde wurden von O. Schröder (**1913**, p. 172 u. 173, Taf. XXII) teils bestätigt, teils ergänzt, und zwar beziehen sich seine Angaben ebenfalls auf *Challengeria Naresi*. Allerdings sah Schröder, nach seiner Abbildung zu urteilen, die beiden Hauptöffnungen ganz dicht

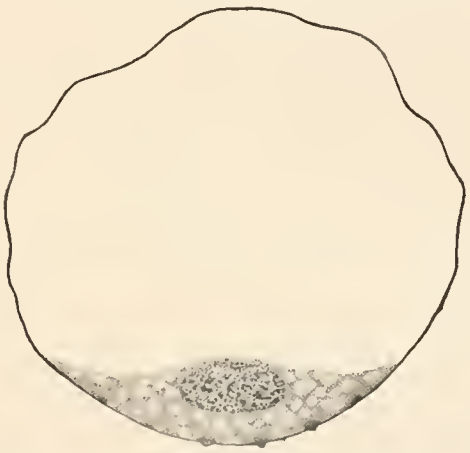


Fig. 10. *Globicella pila* Borgert. Medianer Längsschnitt; mehrere Öffnungen getroffen. Original.

Fig. 11. *Globicella pila* Borgert. Tangentialschnitt durch die orale Partie des Tieres mit einer größeren Zahl von Öffnungen. Original.

zusammenliegend; auch die Parapylen erscheinen einander stärker genähert, als Haecker sie zeichnet. Außerdem aber fand Schröder Exemplare, die in Zahl und Lage der Astropylen weitgehende Abweichungen zeigten: einmal wurden vier in einer Reihe angeordnete Hauptöffnungen, in einem andern Falle vier bis fünf Astropylen beobachtet, die in zwei Gruppen gelagert waren (l. c., Fig. 3).

Eine noch erheblichere Vermehrung weisen, wie ich bei früherer Gelegenheit (**1907a**) zeigte, die Öffnungen bei dem Genus *Globicella* unter den Atlanticelliden auf, wo eine ganze Anzahl selbständiger kleinerer, nach dem Astropylentypus gebauter Öffnungen in ziemlich gleichmäßigen Abständen über die gewölbte Oralfläche der Zentralkapsel verteilt sind (vgl. Textfigur 10 und 11).

Ähnlich liegen die Dinge bei den Gattungen *Planktonetta* und *Nationaletta*. Fowler (**1903** und **1904**) hatte als erster an der oralen Fläche der Zentralkapsel dieser Formen gewisse Differenzierungen gefunden, die er als »laminated projections« bzw. als »suspensory processes«

bezeichnete und die nach seiner Ansicht dazu dienen sollten, die Zentralkapsel mit den benachbarten Teilen des Körpers — speziell dem Diaphragma — zu verbinden (vgl. Textfigur 4 auf Seite 9). Wie ich (**1906b**, p. 141) nachwies[1]), handelt es sich jedoch bei diesen Bildungen nicht um irgendwelche Befestigungsvorrichtungen, sondern um kleine Astropylen. Ihre Zahl schätzte ich bei *Nationaletta* auf 20 bis 30.

In dieser Frage befinde ich mich in Übereinstimmung mit Haecker (**1908**), der ebenfalls die genannten beiden Arten an Schnitten genau untersuchte und der für *Planktonetta* eine

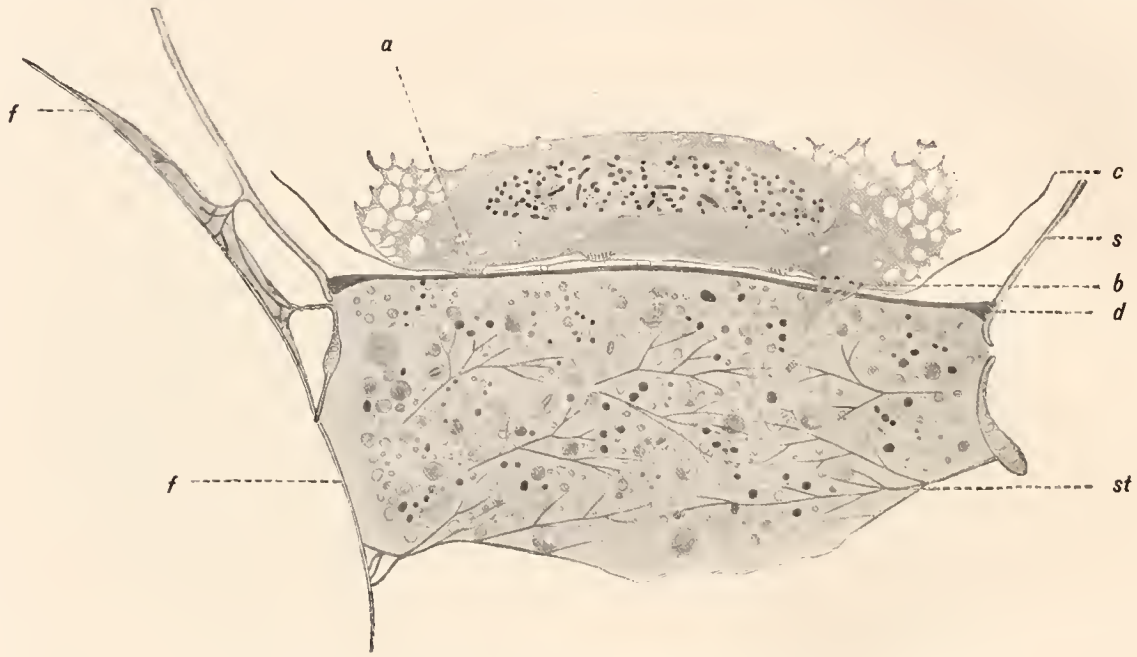


Fig. 12. *Planktonetta atlantica* Borgert. Schnittbild.
a eine der Astropylen, *b* Gruppe von Parapylen, *c* Zentralkapselmembran, *d* Diaphragma, *f* Floß, *s* Schalenwandung, *st* Teile des intraphaeodialen Stützskelettes. Nach Haecker, etwas verändert.

ähnliche Zahl von Astropylen angibt wie ich für *Nationaletta*, nämlich »mindestens 15 bis 20«. Aber Haecker konnte an seinem besser erhaltenen Material gleichzeitig auch noch Parapylen entdecken. Auf diese, hinsichtlich ihrer Zahl und Lage besondere Verhältnisse zeigenden Bildungen werde ich noch zurückzukommen haben.

Im Vorstehenden hatte ich mich im Wesentlichen auf das Verhalten der Hauptöffnung beschränkt und besonders die Fälle behandelt, in denen ein Abweichen von der Norm bisher bekannt geworden ist. Bezüglich der Parapylen hatte ich nur die typischen Tripyleen in Betracht gezogen und sonst allein von denjenigen Formen gesprochen, bei denen Parapylen fehlen oder wenigstens bisher nicht aufgefunden wurden.

Doch auch die Nebenöffnungen erfahren gelegentlich eine Vermehrung über die normale Zweizahl hinaus. Allerdings müssen wir bei den hierüber gemachten Angaben wohl

[1]) Vgl. auch A. Borgert **1907a**, Textfigur 9, p. 440.

unterscheiden zwischen denjenigen, die mehr oder weniger auf Vermutungen beruhen, und den Ergebnissen, wie sie an Schnittpräparaten gewonnen wurden.

Die Angabe Haeckels, nach der die Menge der Parapylen bei den Tuscaroriden, und ebenso bei den Circoporiden, in weiteren Grenzen schwankt und beispielsweise bei *Circoporus* sechs, in anderen Fällen mehr zu betragen scheine, darf hier nicht als Resultat genauer Forschung gewertet werden; Haeckel selbst sagt, daß diese Zahlen »nicht mit ausreichender

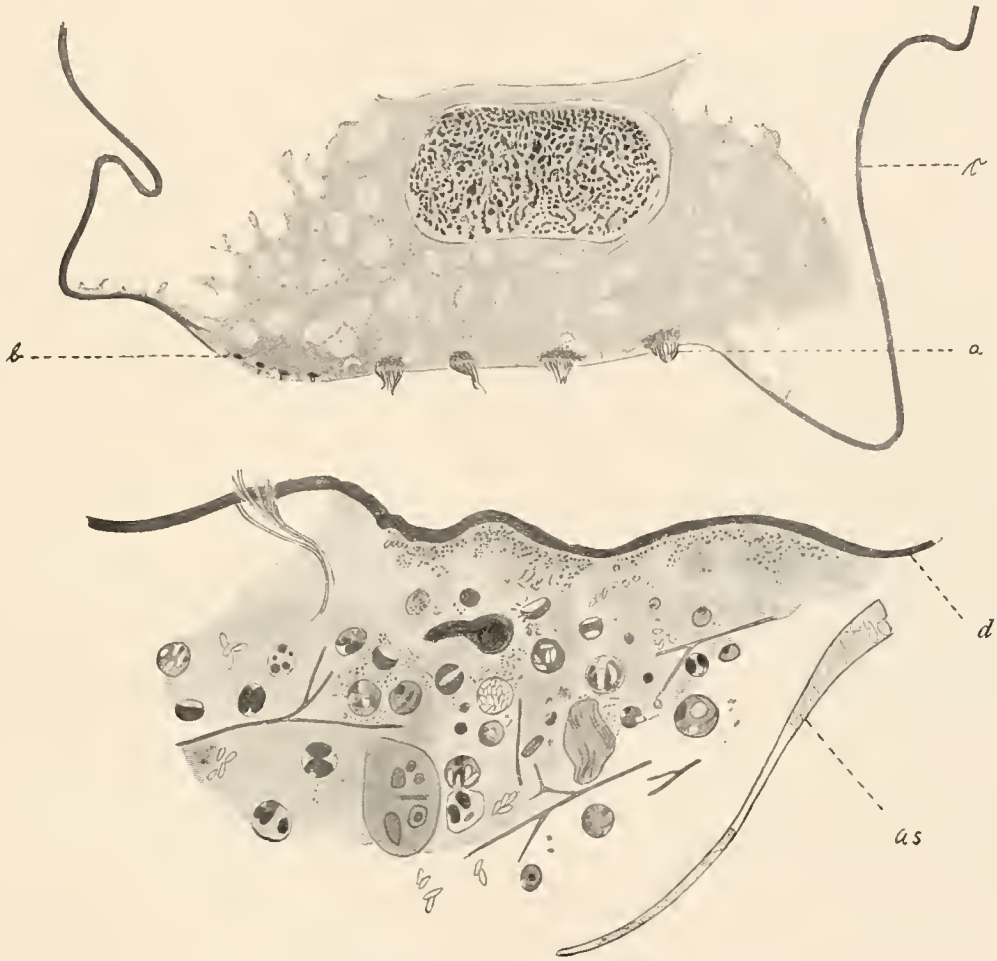


Fig. 13. *Nationaletta Valdiviae* Haecker. Schnittbild.
a einzelne Astropyle, *b* Gruppe von Parapylen, *c* Zentralkapselmembran, unterhalb der Parapylenbulbi *b* die zugehörigen Öffnungsröhren (communicating tubes Fowlers), *d* Diaphragma, *as* Teil der Außenschale. Nach Haecker, verkleinert.

Sicherheit festgestellt wurden«. Haeckel neigt nämlich von vornherein der Annahme zu, daß bei den genannten Formen die Zahl der Nebenöffnungen übereinstimme mit derjenigen der röhrenförmigen Radialstacheln, dergestalt, daß jeder an seiner Basis von einem Porenkranz umgebene Stachel mit je einer Parapyle korrespondiere.

Da ich (**1909c**) bei der von mir beschriebenen, mit zwölf Radialstacheln ausgestatteten *Circogonia longispina* nur die gewohnten zwei Parapylen, V. Haecker (**1908**) die gleiche Zahl bei seiner sechsstacheligen *Circospathis sexfurca* (*Circoporus sexfurcus* Haeckel) nachweisen konnte,

so dürfte es damit wenigstens bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich gemacht sein, daß dieser Bau der Zentralkapsel den Circoporiden als allgemeines Merkmal eigen ist.

Ähnlich steht es mit den Tuscaroriden. Hier soll z. B. bei der Haeckelschen Gattung *Tuscaridium*, der ein einzelner Apikalstachel zukommt, diesem in ihrer Lage entsprechend, eine einzige Parapyle an der Zentralkapsel entwickelt sein, bei anderen Formen mit mehr Aboralstacheln die in gleichem Maße erhöhte Zahl von Nebenöffnungen. Demgegenüber ließ sich jedoch durch genauere Untersuchungen, und zwar in weiterem Umfange als bei den Circoporiden, feststellen, daß sowohl bei einstacheligen wie mehrstacheligen Arten, ganz unabhängig von der Zahl der Aboralstacheln, überall außer der einen Astropyle zwei Parapylen vorhanden sind (vgl. A. Borgert **1905** und V. Haecker **1908**).

Daß aber dennoch, ebenso wie für die Hauptöffnung auch für die Nebenöffnungen, was Lage und Zahl betrifft, Abweichungen von der Norm bestehen können, lehren die Befunde V. Haeckers an *Planktonetta* und *Nationaletta*. In Ergänzung und Berichtigung der Fowlerschen Angaben (**1903** und **1904**) wies Haecker nach, daß die »communicating tubes« des englischen Forschers als Teile von ebenso vielen Parapylen zu deuten sind[1]). Ihre Zahl, die Fowler für *Planktonetta* auf 17 bis 25 angab, glaubt Haecker um ein weniges niedriger, d. h. auf 15 bis 20 schätzen zu sollen, so daß sie also mit der Zahl der Astropylen hier etwa übereinstimmt.

In ihrem Lageverhältnis zu den Astropylen zeigen sie die Eigentümlichkeit, daß sie nicht der aboralen Hälfte der Zentralkapsel angehören, sondern, daß sie auf die orale Fläche derselben herübergerückt erscheinen, wo sie sich, zu einer Gruppe vereinigt, neben den Hauptöffnungen, dem Rande der intrakapsularen Protoplasmascheibe genähert, finden (vgl. Textfig. 12 und 13 bei *b*, desgl. Textfig. 4). Diese Umlagerung ist bei *Planktonetta* sehr wohl verständlich. Die Zentralkapsel füllt den Schalenhohlraum so restlos aus, daß an der aboralen Seite gelegene Nebenöffnungen ihre Funktion gar nicht verrichten könnten. Wenn wir bei *Nationaletta* trotz des Fehlens einer die Zentralkapsel auf der aboralen Seite bedeckenden Schale die Öffnungen in ganz ähnlicher Weise wie bei *Planktonetta* verteilt finden, so mag dies vielleicht damit zu erklären sein, daß die Entwicklung jener Formen von *Planktonetta*-ähnlichen Arten ihren Ausgang genommen hat.

Übrigens scheint eine Verlagerung der Parapylen nach der oralen Seite der Zentralkapsel auch gelegentlich dort vorzukommen, wo die Nebenöffnungen in der gewöhnlichen Zweizahl vorhanden sind. In dieser Beziehung verweise ich auf die von mir (Textfigur 1) gegebene Abbildung einer kleinen, ebenfalls zu den Medusettiden gehörenden Form der Gattung *Gazelletta*, bei der die Parapylen beiderseits der kegelförmigen Hauptöffnung am Rande der abgeplatteten oralen Fläche sichtbar sind. Falls auch hier, wie ich vermute, ein »Diaphragma« vor der Schalenmündung vorhanden ist, so ist die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Planktonetta* eine noch weitergehende.

[1]) Diese Bildungen werden von Fowler irrtümlich als Bestandteil einer einzigen größeren Öffnung (Astropyle) angesehen.

Bau der Kapselöffnungen.

Hauptöffnung.

Was den Bau der Kapselöffnungen, und zwar zunächst denjenigen der Hauptöffnung betrifft, so besteht ein einheitlicher Typus hier viel weniger als bei den Nebenöffnungen, vielmehr begegnet man einer ansehnlichen Mannigfaltigkeit der Gestaltung.

In den meisten Fällen erscheint die Astropyle als eine relativ große, bald flachere, uhrglas- oder brustwarzenförmige, bald höhere, mehr konische Erhebung, die eine einzige zentral gelegene Öffnung aufweist (vgl. Textfig. 1 und 8). Dazu kommt ein mehr oder weniger gut entwickelter rüsselartiger Fortsatz, die Proboscis, die der erhöhten Mitte aufsitzt und als Ausführungsgang für die intrakapsulare Sarkode dient, meist wohl von dieser auch selbst gebildet wird.

Das Gebiet der Astropyle setzt sich mit einer kreisrunden Begrenzungslinie gegen die Umgebung ab. Der innerhalb des Kreises gelegene Teil ist der Öffnungshof, auch Strahlendeckel oder Operculum radiatum genannt. An seiner Ansatzstelle zeigt die Kapselmembran einen, schon von R. Hertwig (**1879**, Taf. X, Fig. 1a) beobachteten, gelinde verdickten Rand, und in dieser Linie kann man den dünnwandigen Deckel auf mechanischem Wege, leichter aber noch mittels geeigneter Reagentien, zur Loslösung bringen. Der Deckel hinterläßt dann ein rundes Loch in der Hüllmembran. Nur bei den kleinsten und einfachsten Formen, wie z. B. *Phaeocolla pygmaea* Borgert, fehlt nach Mielcks Untersuchungen (**1912**, p. 146) »ein eigentliches abgesetztes Operculum ... ebenso wie die lang ausgezogene Proboscis«, vielmehr wurde nur »ein einfaches kreisförmiges Loch in der Kapselmembran oder eine kurz röhrenförmig ausgezogene Verlängerung der Membran mit unregelmäßig begrenzter Öffnung« beobachtet.

Fig. 14. *Lobocella proteus* Borgert. Stück der Zentralkapselmembran mit dem Operculum radiatum. Die dunkle runde Masse im Mittelpunkt stellt die der Membran anhaftenden protoplasmatischen Teile der Astropyle dar. Original.

Eine Besonderheit des Öffnungshofes ist sonst die radiäre Streifung. Sie wird hervorgerufen durch zarte, strahlige Differenzierungen, die von der in der Mitte gelegenen Öffnung nach der Peripherie des Öffnungshofes verlaufen, wobei sie im Zentrum fein beginnen, sich nach außen verbreitern und am Rande des Deckels plötzlich, wie scharf abgeschnitten, enden.

Über den Sitz dieser Streifung gehen die Ansichten auseinander. Während R. Hertwig (l. c., p. 95) sie auf leistenartige Verdickungen in der Kapselmembran, speziell ihrer inneren Schicht, zurückführt, erklärt Haeckel (**1887**, p. 1527) sie durch das Vorhandensein rippenartiger Versteifungen in der Ektocapsa. Karawaiew (**1895**, p. 287) endlich meint, daß die Streifung, wenigstens bei *Aulacantha*, nur scheinbar dem Operculum selbst zukomme, in Wirklichkeit jedoch allein von der besonderen Art der Ausbildung des Endoplasmas unterhalb des Öffnungsdeckels herrühre.

Sicher ist, daß neben einer Streifung im Protoplasma, die Hertwig schon erkannte, aber irrtümlich auf das Vorhandensein von Fibrillen zurückführte, auch eine solche bestehen kann, die ihren Sitz in der Kapselmembran hat. Ein besonders günstiges Objekt für die Untersuchung dieser Verhältnisse bieten die Atlanticelliden *(Lobocella* und *Cornucella)* dar, bei denen die Streifung der Membran und die des Protoplasmas leicht von einander zu unterscheiden sind, indem hier der Rand des Strahlendeckels nicht wie sonst mit der Grenze der inneren Protoplasmastreifung zusammenfällt, sondern einen größern Kreis um jene beschreibt.

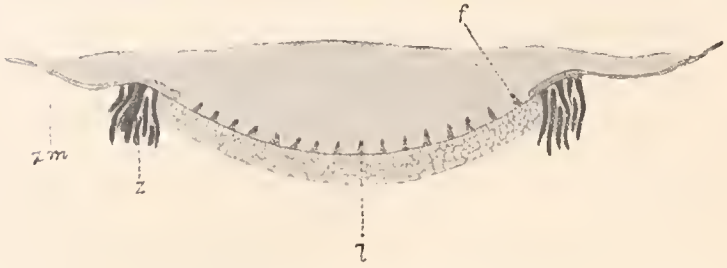


Fig. 15. *Atlanticella planktonica* Borgert. Schnitt durch die Randpartie des Strahlendeckels.
zm Zentralkapselmembran, *z* Zottenkranz, *l* Rippen des Strahlendeckels (nach Schröder Lamellen), *f* Fibrillen.
Nach Schröder.

Die radiäre Streifung des Öffnungsdeckels der genannten Atlanticelliden wird durch zahlreiche, schmal keilförmige, von ihrer inneren Spitze nach außen zu sich allmählich verbreiternde und durch die kreisrunde Peripherie des Operculum scharf begrenzt endende Strahlen hervorgerufen (vgl. Textfigur 14; auch Fig. 3). Diese Strahlenbildung kommt dadurch zustande, daß dickere und dünnere Partien der Membran mit einander wechseln. Die ersteren zeigen die starke Färbbarkeit, wie sie die übrige Hülle aufweist, wohingegen die dazwischen gelegenen Ausschnitte Farbstoffen gegenüber eine wesentlich geringere Affinität besitzen.

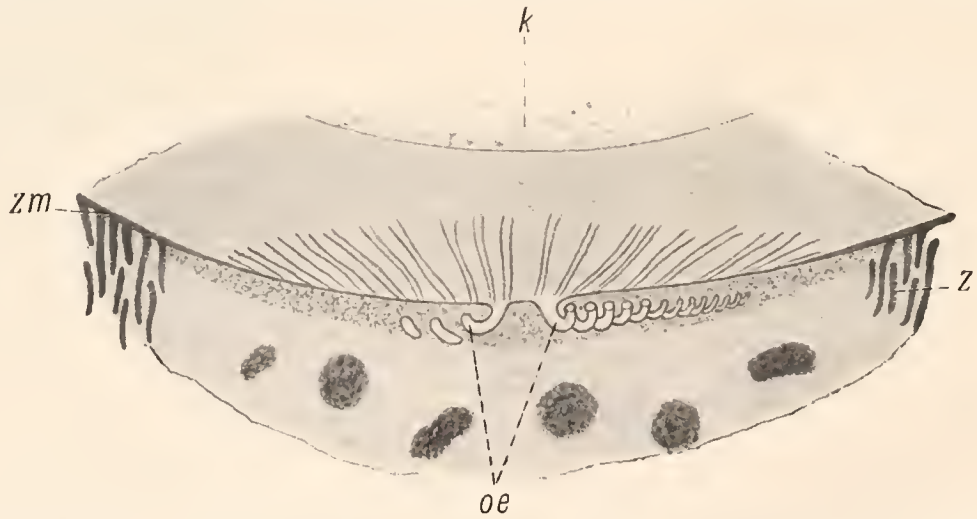


Fig. 16. Medianer Längsschnitt durch den Astropylenappart von *Atlanticella planktonica* Borgert.
k Kern, *zm* Zentralkapselmembran, *z* Zotten, *oe* Öffnungen. Nach Schröder, etwas schematisiert.

Von dieser Strahlenbildung ist jedoch eine zweite Art von Radiärstreifung zu unterscheiden, die dem innen der Hauptöffnung anliegenden Endoplasma angehört und durch strahlig angeordnete Lamellen hervorgerufen wird. Es ist das Verdienst Karawaiews, zuerst erkannt zu haben, daß die für die Tripyleen-Hauptöffnung so charakteristischen Endoplasmastrukturen nicht durch Fibrillen — wie R. Hertwig (l. c., p. 98) meint — sondern durch radiär gestellte

flächige Bildungen hervorgerufen werden[1]), deren Bau er im Einzelnen näher für *Aulacantha* beschreibt. Daß bei den Atlanticelliden nicht wie sonst das Gebiet der Lamellenbildungen

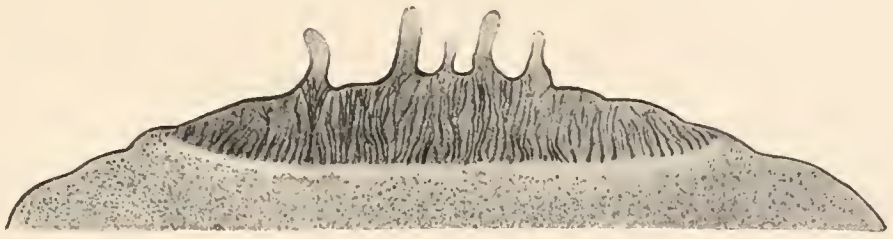


Fig. 17. *Castanidium variabile* Borgert. Astropyle mit mehreren röhrenförmigen Öffnungen. Unter den Öffnungen die Lamellenbildungen. Längsschnitt. Nach Schmidt.

mit dem Umfange des Strahlendeckels zusammenfällt, sondern die protoplasmatischen Differenzierungen auf einen kleineren Raum in der Mitte des Operculums beschränkt sind, erwähnte ich schon (vgl. Textfigur 14)[2]).

Bei *Atlanticella* selbst konnte ich an der Membran des Öffnungsdeckels den Rippen entsprechende partielle Verdickungen gut nachweisen, die, quergeschnitten, als dreieckige kleine nach innen vorspringende Zacken in die Erscheinung treten, während ich, wahrscheinlich infolge des weniger guten Erhaltungszustandes meines Materials, die Lamellen im Endoplasma vermißte (vgl. **1906a**, p. 121, Taf. X, Fig. 3). Schröder (l. c., p. 188) hat die erwähnten Verdickungen an der Innenseite des Strahlendeckels auch gesehen, deutet sie aber als der Membran anliegende Lamellen des Endoplasmas und glaubt, eine in ihrer oberen Kante verlaufende Fibrille erkannt zu haben (Textfig. 15). Im Zentrum des Strahlendeckels sind nach seiner Angabe die Lamellenbildungen in gewohnter Weise entwickelt (vgl. Textfigur 16).

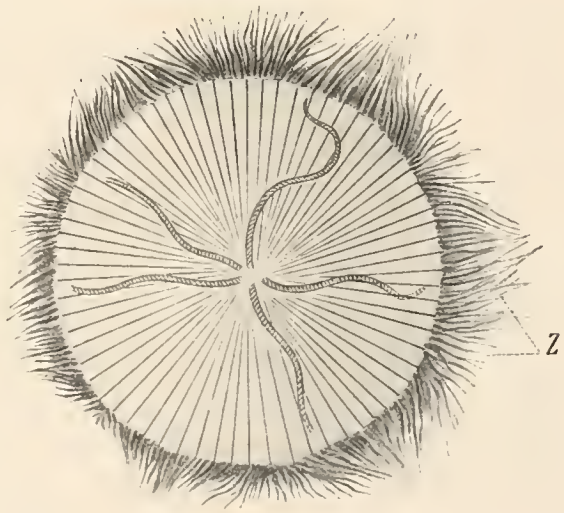


Fig. 18. Strahlendeckel von *Atlanticella planktonica* Borgert mit 5 im Zentrum entspringenden, radiär gerichteten Ausführungsgängen, die sich als schlauchartige, engspiralig gedrehte Bildungen darstellen. In der Umgebung des Strahlendeckels der Zottenkranz *(z)*. Hierzu als Schnittbild: Fig. 16. Nach Schröder.

Ausführungsgänge. Wenngleich in den meisten Fällen der Strahlendeckel nur eine einzige, zentral gelegene Öffnung zum Austritt des intrakapsularen Protoplasmas besitzt, die einen mehr oder minder langen röhrenförmigen Fortsatz, die Proboscis, tragen kann, so ist doch auch dieses Verhalten nicht ohne Ausnahme. So wies W. J. Schmidt (**1909**, p. 250) nach, daß bei Castanelliden (z. B. *Castanidium*

[1]) Vgl. hierzu die Querschnitte von in Teilung begriffenen Hauptöffnungen: Fig. 5, 6, 10 auf der dieser Arbeit beigefügten Tafel VII.

[2]) Siehe auch Textfig. 3, Seite 7. Die dunklere Mitte des im oberen Teile der Figur sichtbaren Strahlendeckels läßt die anliegenden protoplasmatischen Teile der Astropyle erkennen. Ein Schnittbild, das den feineren Bau der protoplasmatischen Differenzieruugen bei *Lobocella proteus* zeigt, ist in Textfigur 27 (Seite 28) wiedergegeben.

variabile Borgert) »der Öffnungsdeckel eine kleine Anzahl feiner, in Röhrchen ausgezogener Öffnungen besitzt« (vgl. Textfigur 17).

Noch eigenartiger ist nach Schröder (**1913**, p. 188, Taf. XXIV, Fig. 4 u. 9) der Astropylenapparat von *Atlanticella planktonica* Borgert hinsichtlich der Ausführungsgänge gestaltet, indem sich bei dieser Art fünf oder sechs lange, im Zentrum des Strahlendeckels entspringende, eng spiralig gedrehte schlauchartige Bildungen finden, die die einfache Proboscis der typisch gebauten Astropyle vertreten (vgl. Textfigur 16 und 18).

Bau der Nebenöffnungen.

Bezüglich des Baues der Nebenöffnungen haben alle bisherigen Untersuchungen eine weitgehende Übereinstimmung unter den einzelnen Tripyleenfamilien ergeben; meistens treten nur in Größe und Form der Bestandteile der einzelnen Parapyle gewisse Verschiedenheiten zutage.

Fig. 19. Nebenöffnung von *Tuscarora nationalis* Borgert. Original.

Fig. 20. Nebenöffnung von *Aulacantha scolymantha* Haeckel. Original.

Als Beispiel für das eben Gesagte mögen die Nebenöffnungen einer Tuscaroride (*Tuscarora nationalis* Borgert) und einer Aulacanthide (*Aulacantha scolymantha* Haeckel) dienen, die in den beigefügten Textfiguren 19 und 20 zur Darstellung gebracht sind. Sie zeigen die Zusammen. setzung der Bildung aus folgenden Teilen:

1. dem in das Endoplasma eingesenkten, bald halbkugeligen, bald linsen-, napf- oder fast scheibenförmigen »Bulbus«, in dessen Umgebung das Protoplasma mehr oder minder deutlich eine feine radiäre Streifung erkennen läßt und meistens auch durch Fehlen der Alveolisierung ausgezeichnet ist. Der bei guter Entwicklung einen Durchmesser von 0,01—0,03 mm aufweisende Bulbus ist an seiner Oberfläche von einer zarten Membran überkleidet, die ihn gegen das umgebende Endoplasma scharf abgrenzt, die aber von Poren durchsetzt zu sein scheint;
2. dem die Fortsetzung des Bulbus nach außen zu bildenden und gewöhnlich über die Oberfläche ein wenig vorragenden »Öffnungskegel«. Er weist im Innern meist eine feine oder auch derbere Längsstreifung auf, die von seiner Basis nach der Spitze hin verläuft und durch eine Anzahl deutlich von einander getrennter Fibrillen hervorgerufen wird. Als Verlängerung des Öffnungskegels erscheint vielfach noch ein röhrenförmiger Fortsatz, der wohl als Produkt der an seiner Spitze austretenden Sarkode zu gelten haben dürfte;

3. ist zu erwähnen der »Öffnungshals«, eine kreisrunde Kragenbildung, die in Gestalt eines Wulstes oder einer kurzen Röhre der Stelle aufsitzt, wo Bulbus und Öffnungskegel in einander übergehen. Der Öffnungshals stellt sich als eine Verdickung oder Auftreibung der Kapselmembran dar. Die Anschwellung ist nicht immer solid, sie scheint vielmehr gelegentlich einen Hohlraum enthalten zu können.

Ich habe seinerzeit (**1891**) genauere Angaben über den Bau der Parapylen von *Castanidium* gemacht und darf hier vielleicht bezüglich einiger weiterer Einzelheiten auf jene Untersuchungen sowie auch auf die bei der Schilderung der Teilungsprozesse im zweiten Abschnitt dieser Arbeit gemachten Angaben verweisen. Dort wird Näheres über die Entstehung der Parapylen, ihre Neubildung bei Halbierung der Zentralkapsel, angegeben werden.

Kapselöffnungen mit vorgelagertem Diaphraphma.

Eine besondere Erwähnung dürfte endlich noch das Verhalten der Astropylen und Parapylen bei denjenigen Formen verdienen, bei denen den Öffnungen ein »Diaphragma« vorgelagert ist.

Was die Parapylen betrifft, so gelangte schon Fowler (**1903** und **1904**) bei *Planktonetta* wie auch bei *Nationaletta* zu dem Resultat, daß das Bündel ihrer dicht gelagerten zahlreichen Ausführungsröhren (communicating tubes) das Diaphragma durchsetzt (vgl. Textfig. 4[1]). Bei Haecker sehen wir diese Verhältnisse ebenfalls dargestellt (vgl. weiter oben Textfig. 12 und 13).

Für die Hauptöffnungen, Fowlers laminated projections oder suspensory processes, besteht dagegen volle Sicherheit bezüglich ihres Verhaltens zum Diaphragma noch nicht. Fowler, der, wie schon erwähnt, in ihnen Vorrichtungen sah, die Hauptbestandteile des Körpers in ihrer gegenseitigen Lage zu erhalten, gibt an, daß sie in das Diaphragma eingesenkt (inserted) sind, und zwar sowohl bei *Planktonetta* wie bei *Nationaletta*. Haecker glaubt bei *Planktonetta* an den in Frage kommenden Stellen des Diaphragmas, wenn nicht eine Durchbrechung, so doch wenigstens eine Verdünnung, wahrgenommen zu haben. Für die nahe verwandte *Nationaletta* berichtet Haecker dagegen bestimmter, daß das Diaphragma von zahlreichen Astropylen und Parapylen durchbrochen sei.

Funktion der Kapselöffnungen.

Über die Funktion der Kapselöffnungen sind die Ansichten noch keineswegs völlig geklärt. Unbestritten bilden sie Stellen, an denen ein Austausch zwischen Intra- und Extracapsularium besonders begünstigt ist. Aber nicht allein protoplasmatische Substanzen wandern auf diesen Wegen, auch den Phaeodellen, soweit sie innerhalb der Zentralkapsel gebildet werden[2]), dient wenigstens die größte der Öffnungen, die Astropyle, zum Durchtritt. Daneben dürften andere Produkte von flüssiger Beschaffenheit die trennende Schranke der Kapselmembran hauptsächlich an diesen Punkten passieren. Für die letztere Aufgabe sollen nach Haecker besonders die Nebenöffnungen in Betracht kommen. Er vermutet, daß sie die zeitweise Entleerung der

[1]) Auf Fowlers Deutung der Gebilde als Astropyle wies ich schon hin.

[2]) Vgl. weiter unten den Abschnitt über die extrakapsularen Teile des Weichkörpers.

intrakapsularen Alveolen, oder mindestens bestimmter Substanzen derselben, ermöglichen. Dieser Gedanke liegt zweifellos nahe, die Ausbildung des Bulbus dürfte jedenfalls dem Austritt dichterer Massen nicht günstig sein. Gegen die Haeckersche Deutung könnte vielleicht das eine Bedenken geltend gemacht werden, daß die Umgebung der Nebenöffnungen nicht durch Häufung, sondern durch das Fehlen von Alveolen ausgezeichnet ist, eine Erscheinung, die übrigens in gleicher Weise für die Partien unterhalb der Astropyle zutrifft.

Das intrakapsulare Protoplasma.

Wenden wir uns nun dem Inhalt der Zentralkapsel, und zwar zunächst dem intrakapsularen Protoplasma zu, so sind mit jenen eigenartigen, meist großen neuen Formen, die ich in der Familie der Atlanticelliden zusammengefaßt habe, sowie den Gattungen *Planktonetta* und *Nationaletta* aus der Familie der Medusettiden, wiederum ganz besondere Verhältnisse zu unserer Kenntnis gelangt.

Im Allgemeinen liegen die Dinge bei den Tripyleen sonst so, daß Endoplasma und Kern zusammen den Innenraum der Zentralkapsel vollständig erfüllen, wobei der Kern gewöhnlich nicht genau zentral gelegen ist, sondern der aboralen Seite mehr oder minder stark genähert erscheint.

Die Protoplasmamasse ist von größeren und kleineren Alveolen durchsetzt, die nur in der Nähe der Astropyle und in der Umgebung der Parapylen-Bulbi vermißt werden. Die Alveolen erscheinen als wasserhelle Blasen. In ihrem Innern umschließen sie ein einzelnes oder mehrere zu einem kleinen Häufchen vereinigte Körnchen, deren Substanz R. Hertwig als Fett anspricht. Außer den erwähnten rundlichen Alveolen lassen sich im Endoplasma gelegentlich noch dünne, geschlängelte Kanäle erkennen, wie sie Karawaiew (**1895**) zuerst beschrieb. Was die Natur des Alveoleninhaltes betrifft, so stellt derselbe eine wässerige oder gallertige Ausscheidung des Protoplasmakörpers dar, von der anzunehmen ist, daß sie ähnliche Eigenschaften und Funktionen besitzt, wie Brandt (**1895a** und **b**) sie für diese Substanz bei den Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien festgestellt hat. Sie wird infolge geringeren spezifischen Gewichtes, als es das umgebende Meerwasser besitzt, die Schwebfähigkeit der Tiere erhöhen. Außerdem wird sie dadurch auch gleichzeitig bei einseitiger Ansammlung größerer Massen bestimmend auf die Orientierung des Körpers im Wasser einwirken[1]).

Im Gebiete der Astropyle sowie der Parapylen findet man besondere Differenzierungen: unterhalb des Operculums die schon erwähnten, um den Mittelpunkt des Deckels strahlig angeordneten Protoplasmalamellen (Textfig. 8, Taf. VII, Fig. 5, 6, 10), während im Umkreis der Nebenöffnungen eine zartere, radiär von allen Seiten zum Bulbus verlaufende Streifung erkennbar ist, die mit der Ausbildung zahlreicher feiner Fibrillen zusammenhängt (Taf. X, Fig. 7 und 8).

Zu den vorerwähnten Differenzierungen und Einschlüssen kommen nun noch andere Bildungen hinzu, die zum Teil offenbar nur in bestimmten Entwicklungsstadien auftreten. Letzterer Art scheinen die »bläschenförmigen Einschlüsse« zu sein, von denen weiter unten bei

[1]) Vgl. Anhang zu dem ersten Teil dieser Arbeit (Schwebevorrichtungen).

Schilderung der Fortpflanzungsverhältnisse noch die Rede sein wird. Ferner beobachtet man im Endoplasma dann und wann Bestandteile des dem Extracapsularium angehörenden Phaeodiums. Daß es aber auch Formen gibt, die Einlagerungen der letzteren Art als mehr oder minder regelmäßig anzutreffenden Bestandteil des Zentralkapselinhaltes aufweisen (*Phaeocolla pygmaea*), wurde schon früher (**1909b**) von mir festgestellt. Die Beobachtung ist neuerdings von Mielck (**1912**) bestätigt worden. Die Besprechung des Phaeodiums wird Gelegenheit geben, auf diese Befunde, die wichtig für die Entscheidung der vielumstrittenen Frage nach der Natur und Herkunft der extrakapsularen Pigmentmasse sind, zurückzukommen.

Schließlich seien auch noch die von mir bei Atlanticelliden (**1913**, p. 561) beobachteten Plasmaeinschlüsse erwähnt, wie sie sich als konkretionenartige Bildungen gelegentlich in den Spitzen der Körperfortsätze finden (vgl. Textfigur 21) sowie die nicht nur bei Atlanticelliden von mir in der Nachbarschaft der Astropyle angetroffenen dunkel oder lichtbrechend erscheinenden kleinen Kügelchen, bei denen es sich um in Beziehung zur Bildung des Phaeodiums stehende Stoffwechselprodukte handeln dürfte.

Fig. 21.
Lobocella proteus Borgert. Distales Ende eines Armes, in dessen Spitze sich eine aus konzentrischen Massen gebildete Konkretion befindet. Original.

Wie schon erwähnt, füllt das intrakapsulare Protoplasma zusammen mit dem Kern die Zentralkapsel nicht immer vollständig aus. Beginnen wir mit den Verhältnissen, wie wir sie bei den großen Medusettiden antreffen. Bei *Planktonetta* (vgl. A. Borgert **1906b**, Taf. XIV, Fig. 1—3 sowie Textfig. 4 dieser Arbeit), wo der Schalenhohlraum von der zu einer mächtigen Blase vergrößerten Zentralkapsel vollständig ausgefüllt wird, bilden Endoplasma und Kern eine auf den oralen Teil der Blase beschränkte scheibenförmige Masse. Ringsum in den Randpartien geht die Protoplasmascheibe unter meist starker Auflockerung durch eingelagerte Alveolen ohne scharfe Grenzlinie in die den übrigen Hohlraum der Blase erfüllende Substanz über, die beim lebenden Tier offenbar eine flüssige oder dünngallertige Beschaffenheit aufweist. V. Haecker sieht sie wohl mit Recht als zusammengeflossene Alveolensubstanz an. Vielleicht setzt sich die Randpartie im Leben noch in einen, die Innenwand der Blase überkleidenden, mehr oder minder lockeren protoplasmatischen Wandbelag fort.

Der mittlere Teil der Protoplasmascheibe, der sich dort, wo der Kern liegt, nach innen in den Kapselraum vorwölbt, pflegt weniger große und reichliche Alveolen zu enthalten, und vor allen Dingen zeigt sich der Buckel über dem Kern im Gegensatz zur Randpartie meistens scharf begrenzt, wie von einer feinen Membran überkleidet.

Ein ganz ähnliches Bild bietet sich uns bei der Untersuchung von *Nationaletta*, deren blasenförmige Zentralkapsel jedoch vollkommen frei liegt, also nicht vom Skelett umschlossen ist, das sich hier nur als ein der oralen Seite der Blase vorgelagertes Anhangsgebilde darstellt (Textfigur 22).

Zu höherer Ausgestaltung erheben sich die Endoplasmabildungen dagegen bei den Atlanticelliden, wenigstens bei gewissen Formen unter ihnen.

Auch hier besteht allgemein die ungleichmäßige Verteilung der Massen, indem das Endoplasma im oralen Teil der Zentralkapsel eine dichtere Ansammlung bildet, die den Kern umschließt.

Am nächsten an die eben für *Planktonetta* und *Nationaletta* geschilderten Verhältnisse reihen sich die Strukturen an, die man bei *Globicella* beobachtet (vgl. Textfigur 23). So haben wir auch in diesem Falle die orale Anhäufung des Endoplasmas mit dem von ihm umschlossenen Kern. Die alveolisierte scheibenförmige Masse geht an ihrem verdünnten Rande in feine Protoplasmazüge über, die in ihrem weiteren Verlaufe offenbar beim lebenden Tier ein an der Innenwand der Blase sich ausspannendes Netzwerk bilden.

Fig. 22. Körper einer *Nationaletta* in seine Hauptbestandteile auseinandergelegt. Oben die blasenartig aufgetriebene Zentralkapsel; in ihrem oralen Teile die Endoplasmamasse mit dem Kern; am unteren Rande sind einige Astropylen und (links) das Parapylenbündel sichtbar. Darunter das abgelöste Diaphragma und Phaeodellen. Ganz unten die mit Phaeodellen erfüllte Außenschale.
In Anlehnung an eine Figur V. Haeckers.

Bei der mit einem Fremdkörperskelett ausgestatteten *Miracella* dagegen bildet der protoplasmatische Inhalt der blasenförmigen Zentralkapsel eine in der Richtung der Hauptachse sich gegen das Zentrum der Blase hin erstreckende Ansammlung, die sich mit breitem Querschnitt an die orale Kapselwand ansetzt (vgl. Textfigur 24 und 25). Dem Mittelpunkt der Zentralkapsel genähert, liegt, rings von dem alveolisierten Endoplasma umschlossen, der große ovale Kern. Von der Oberfläche der Hauptmasse des Endoplasmas sehen wir nun in diesem Falle dünne Protoplasmawände ringsum zur Blasenwandung sich ausspannen, so daß, mit Hilfe der hinzutretenden gelegentlichen Querwände, eine Alveolisierung entsteht, die gegenüber der sonst bei den Tripyleen anzutreffenden Protoplasmastruktur im Wesentlichen nur die Besonderheit zeigt, daß die Hauptmasse des Endoplasmas einseitig liegt und die Alveolen von innen nach außen an Größe beträchtlich zunehmen.

Daß am aboralen Pole der Zentralkapsel, der Astropyle gegenüber, in dem protoplasmatischen Wandbelag eine etwas stärker in den Innenraum vorspringende Protoplasmaanhäufung sich findet, mag mit Rücksicht auf gewisse kompliziertere Bildungen anderer Atlanticelliden nicht unerwähnt bleiben.

Die höchste Stufe hinsichtlich der Ausgestaltung der protoplasmatischen Innenstrukturen findet sich bei den Gattungen *Lobocella* und *Cornucella*, denen sich das Genus *Halocella* anschließt.

Ich wähle als Beispiel *Lobocella proteus*, von der ich ein vorzüglich erhaltenes Exemplar zur Verfügung hatte, und lasse die Darstellung folgen, die ich in meiner Bearbeitung der Atlanticelliden gab. Textfigur 26 möge das Gesagte erläutern.

Bei *Lobocella* bildet die Hauptmasse des Endoplasmas eine runde, scheibenartig abgeflachte, dichtere Ansammlung, die im oralen Teil der Zentralkapsel der Hüllmembran an der Stelle innerlich angelagert ist, wo der Strahlendeckel sich befindet. Die Mitte des scheibenförmigen Körpers, die den großen Kern enthält, ist verdickt, während die Randpartien zugeschärft sind. Die erwähnte Endoplasmamasse ist alveolisiert. Der verdünnte Rand der Protoplasmascheibe setzt sich in radiäre kräftige Strahlen fort, die längs der Innenfläche der Membran verlaufen und in der Umgebung des Scheibenrandes durch Anastomosen mit einander in Verbindung stehen.

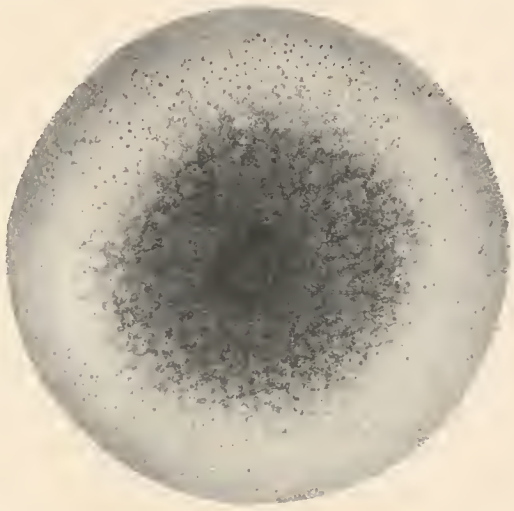


Fig. 23. *Globicella pila* Borgert. Ein Exemplar vom aboralen Pole her gesehen. In der Tiefe die alveolisierte Endoplasmascheibe mit dem Kern im Zentrum. Original.

Außerdem aber sehen wir auf der aboralen Fläche der Hauptmasse einen dicken Stamm sich erheben, der, nach einem andern Punkte der Hülle gerichtet, sich hier fontänenartig in einen Kranz feinerer Stränge auflöst. Ein Teil dieser Protoplasmaströme geht unmittelbar in die benachbarten Randstrahlen der Hauptmasse über und kehrt so auf dem nächsten Wege in Gestalt dicker Adern zur Peripherie der Protoplasmascheibe zurück; die übrigen lösen sich dagegen in ein unregelmäßiges Maschenwerk auf, das sich an der Innenfläche der Hüllmembran als feines Netz ausbreitet und sich schließlich in den radiären, verzweigten Ausläufern der Protoplasmascheibe wieder sammelt.

Was den Fontänenstamm noch weiter betrifft, so fand ich ihn bei *Lobocella tenella* nicht minder gut als bei *Lobocella proteus* ausgebildet (vgl. A. Borgert **1913**, Taf. XXXVII, Fig. 6, 9, 13). Er ist hier im Verhältnis länger und dünner, dabei oft geschlängelt oder gar korkzieherartig gewunden. Vielfach springt die Partie, wo er an die Membran herantritt, in Gestalt eines Buckels nach außen vor[1]).

Untersuchen wir die einzelnen Teile des Protoplasmaapparates genauer, so sehen wir, daß der Fontänenstamm eine deutliche Längsfaserung besitzt (siehe Textfigur 27 und 27a). Es macht den Eindruck, als ob er aus vielen feinen, in einem Bündel neben einander gelagerten Fibrillen bestände, und nach seinem Bau könnte man denken, daß es sich dabei um kontraktile Elemente handle. An den konservierten Exemplaren hat sich der dicke Strang auch oft zusammengezogen und von seiner distalen Ansatzstelle losgelöst. Außerdem ist noch zu bemerken, daß die strahligen Fortsätze am Rande der Protoplasmascheibe meistens deutlich einen hyalinen, dichteren Achsenfaden erkennen lassen.

[1]) Bezüglich der in Rede stehenden Strukturen bei den Gattungen *Cornucella* und *Halocella* verweise ich auf meine Bearbeitung der Atlanticelliden, Teil II (**1913**, Taf. XLII, Fig. 3, Taf. XXXVI, Fig. 3 u. 6).

Es erhebt sich nun die Frage, in welcher Weise dieses System von Protoplasmabildungen funktioniert, und da dürften wir wohl nicht fehlgehen in der Annahme, daß die geschilderten Strukturen der Ausdruck einer bei dem lebenden Tier bestehenden kreisenden Protoplasmaströmung sind, die, von der Hauptmasse ausgehend und wieder zu ihr zurückkehrend, entweder zunächst ihren Weg durch den Fontänenstamm und dessen Verzweigungen nimmt, oder aber

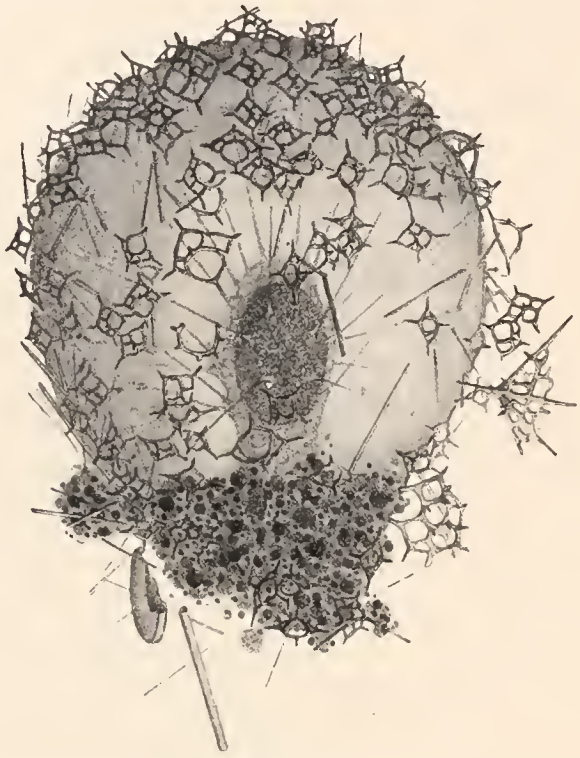


Fig. 24. *Miracella ovulum* Borgert.
Totalbild eines Exemplars mit seiner Phaeodiummasse. Original.

Fig. 25. *Miracella ovulum.*
Medianer Längsschnitt. Unterhalb des Kernes die Astropyle. Original.

in entgegengesetztem Verlauf ihren Ursprung in den radiären Ausläufern des Protoplasmakörpers hat, aus deren feinen Verästelungen sich der Strom schließlich von allen Seiten her in dem dicken Hauptstamm auf der aboralen Seite der Protoplasmascheibe wieder vereinigt. Der übrige Inhalt des Körpers, soweit er nicht von den erwähnten Endoplasmabildungen eingenommen wird, dürfte auch hier, ähnlich wie bei den Planktonetten und Nationaletten, aus einer wässerigen oder gallertigen Substanz bestehen, die identisch ist mit dem Inhalt der Alveolen.

Der Kern.

Als letzter Bestandteil der Zentralkapsel bliebe uns nun noch der Kern zu betrachten übrig.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, ist seine Lage in der Zentralkapsel innerhalb gewisser Grenzen wechselnd. Auch seine Gestalt ist nicht überall die gleiche, sie ist bald annähernd kugelig oder auch birnenförmig, mit Zuspitzung an der oralen Seite, bald ellipsoidisch, wobei hinsichtlich des Grades der Abflachung Unterschiede bestehen. Ganz abweichende Kernformen

finden wir nur bei den Tuscaroriden. Die ellipsoidische Gestalt, die ihm nach Haeckel auch hier zukommen soll, dürfte die Ausnahme von der Regel bilden. Bei allen von mir (**1905**) untersuchten Tuscaroriden (*Tuscarora nationalis* Borgert und *Tuscarusa globosa* Borgert) zeigte der Kern eine merkwürdige, etwa 8-förmige Gestalt. Das Chromatin ist in diesem Falle in einem dicken Strang angehäuft, der, in sich zurücklaufend, zwei Ösen oder Schleifen bildet (vgl. Textfigur 28). So gestaltete Kerne finden wir gleichfalls bei einer von Schröder (**1913**, Taf. XX, Fig. 4) dargestellten Tuscaroride. Auch Haecker hat derartige Kernverhältnisse bei

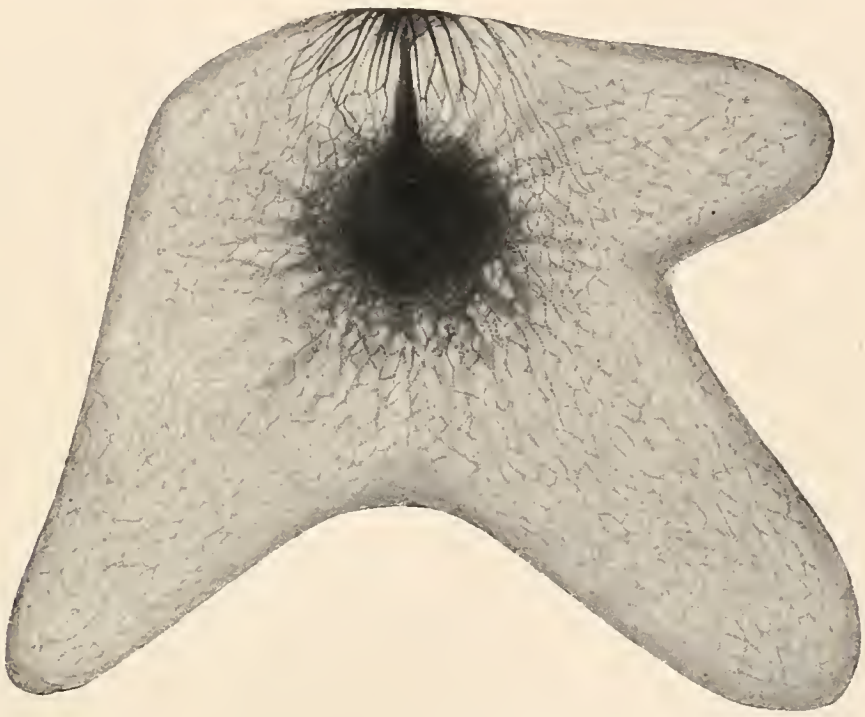


Fig. 26. *Lobocella proteus* Borgert.
Exemplar mit drei stark ausgebildeten Fortsätzen und wohlerhaltenen Protoplasmastrukturen. Ansicht von der aboralen Seite her. Die Protoplasmascheibe mit ihren radiären Ausläufern am Rande liegt in der Tiefe und bedeckt das Operculum; die Protoplasmafontäne ist nach oben gerichtet. Das feinmaschige Protoplasmanetz überzieht die Innenfläche der Hüllmembran.
Original.

Tuscaroriden beobachtet (vgl. Textfigur 29). Häufiger waren in seinem Material jedoch die Fälle, in denen der Kern als ein gestrecktes, krummes, wurstartiges Gebilde erschien oder »die Form eines gegen die Astropyle zu konkaven, windschiefen Bügels« besaß. Die Schenkel des Bügels erfahren unter Umständen eine bedeutende Volumzunahme, »so daß sie sich, von oben oder unten gesehen, wie breite Lappen darstellen, während der mittlere Teil des Bügels nur noch den Charakter einer schmalen Brücke hat«. In anderen Fällen zeigten sich die Schenkel der Bügel »in eigentümlicher Weise eingerollt«. Ferner sah Haecker einfachere plattenförmige Kerne von ovalem Umriß und umgekremptem Rande. Diese hält er für jugendliche Entwicklungszustände, wohingegen die vorerwähnten komplizierteren Kernformen nur bei älteren oder sehr

alten Zentralkapseln anzutreffen sein sollen. Vielleicht hängt die Verengerung des Kernes in seinen mittleren Partien hier allgemein mit einer Vorbereitung zur Teilung zusammen, die

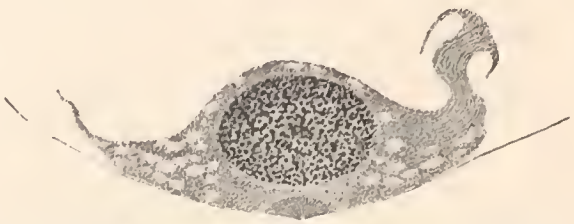


Fig. 27. Medianer Längsschnitt durch die Protoplasmascheibe von *Lobocella proteus*. Unten in der Mitte der Figur die radiären Lamellen der Hauptöffnung; rechts neben dem Kern sieht man den kontrahierten, in der Längsrichtung getroffenen »Fontänenstamm«. Original.

Fig. 27a. *Cornucella maya* Borgert. Längsschnitt durch den distalen, an die Membran herantretenden Abschnitt des Fontänenstammes. Original.

dann allerdings unter anderen Erscheinungen vor sich gehen würde, als sie sonst bei Tripyleen zu beobachten ist. Einzelne der erwähnten Kernformen sind in Textfigur 30a, b, c hier von mir wiedergegeben.

Was den feineren Bau betrifft, so ist der Tripyleenkern im Allgemeinen bläschenartig, d. h. er besitzt an seiner Oberfläche eine zarte Membran, die den Kernraum gegen das umgebende Endoplasma abschließt. Die Innenstruktur bietet, selbst im ruhenden Zustand des Kernes, ein sehr wechselndes Bild dar. Am häufigsten begegneten mir zwei Typen: zunächst der Typus des »spongiösen« Kernes, mit seiner mehr oder minder ausgesprochenen

Fig. 28. Zentralkapsel von *Tuscarora nationalis* Borgert. Original.

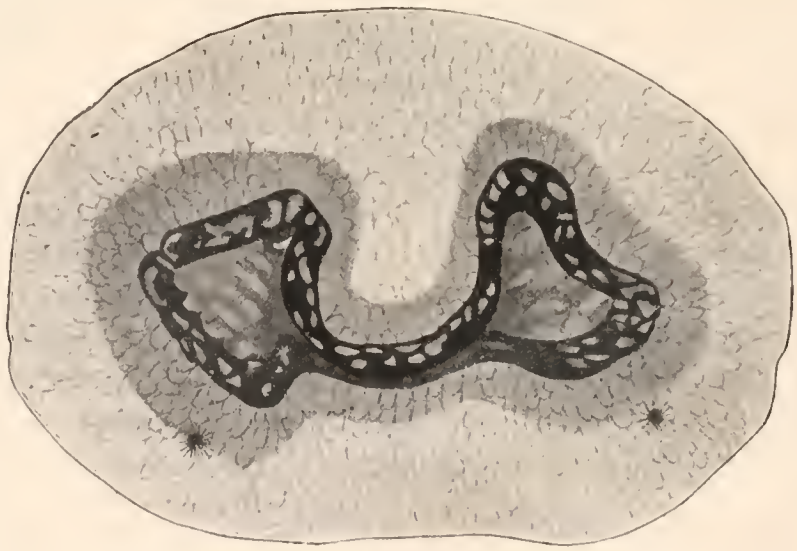


Fig. 29. Zentralkapsel von *Tuscaridium cygneum* (John Murray). Nach V. Haecker.

»Radstruktur«, d. h. seiner dichteren Mitte und seinen radiär zur Oberfläche sich hinziehenden unregelmäßig verzweigten Strängen (s. Textfigur 8), ferner Kerne, bei denen das Chromatin in kleineren rundlichen oder unregelmäßig gestalteten Klümpchen und Strängen den Kern erfüllte. In diesem Falle waren entweder die Massen etwa gleichmäßig verteilt, oder aber es hoben sich

Inseln mit dichterer Häufung ab von Partien mit lockerer Lagerung der Teilchen (vgl. die Textfiguren 25, 27 u. a.).

Daneben habe ich dann noch die verschiedensten anderen Kernstrukturen beobachtet, besonders merkwürdige bei den mir vorliegenden Tuscaroriden, doch nehme ich von einer Beschreibung dieser Einzelheiten Abstand, da ich in vielen Fällen die Überzeugung gewann, daß unzureichende Fixierung, wie sie bei der Konservierung großer Materialmengen auf einer Expedition immer leicht eintreten wird, Trugbilder geschaffen hatte, deren Darstellung eher

Fig. 30a, b, c. Kernformen einer Tuscaroride, *Tuscaretta tubulosa* (John Murray). Figur *a* und *b* zeigen die gleiche Zentralkapsel in verschiedener Lage, Figur *c* eine zweite Zentralkapsel. Nach V. Haecker.

verwirren als klären würde. Ich sehe ferner auch davon ab, an dieser Stelle auf die Haeckerschen Schilderungen der von ihm beobachteten Kernstrukturen einzugehen, denn einerseits kann ich mich seinen Bildern gegenüber in manchen Fällen nicht des Eindrucks erwehren, daß auch hier die Fixierung nicht die ursprünglichen Verhältnisse in ihrer Gesamtheit einwandfrei erhalten hatte, andererseits möchte ich, soweit es sich bei Haecker um vorbereitende oder fortgeschrittenere Stadien der Kernteilung handelt, ihre Besprechung dem die Fortpflanzung der Tripyleen betreffenden Teil dieser Arbeit vorbehalten. Dort soll auch über den Bau des ruhenden Kernes noch Weiteres im Zusammenhange mitgeteilt werden.

Die extrakapsularen Teile des Weichkörpers.

Im Gegensatz zu der Zentralkapsel, die auch an konservierten Tripyleen wenigstens die allgemeinen Strukturverhältnisse stets mehr oder minder gut erkennen läßt, sind wir in der Frage nach dem Bau des Extracapsulariums auf die Untersuchung frischen Materials angewiesen. Der Wassergehalt der die Zentralkapsel umhüllenden Weichkörpersubstanzen ist zum Teil derartig groß, daß sie bei in Alkohol aufbewahrten Individuen bis auf Spuren zusammengeschrumpft erscheinen, womit jede Vorstellung von der natürlichen Ausdehnung und Gestaltung dieser Teile unmöglich gemacht ist.

Seit den ersten einschlägigen Untersuchungen E. Haeckels (**1862**) und R. Hertwigs (**1879**) sind eine Reihe von Tripyleenformen auch in lebendem Zustande beobachtet worden, und danach gewinnen wir für eine größere Zahl einander ähnlicher Arten ein Bild von den im Leben bestehenden Verhältnissen, allein, von anderen ganzen Familien wissen wir bezüglich der Ausgestaltung ihres extrakapsularen Weichkörpers heute noch so gut wie nichts und sind bei ihnen höchstens auf Vermutungen angewiesen.

Im Allgemeinen lassen sich am Extracapsularium, wenn wir uns der Haeckelschen Bezeichnungen bedienen wollen, zwei Hauptbestandteile unterscheiden: das extrakapsulare Malakom, mit seinen teils protoplasmatischen, teils gallertigen Substanzen (Ektoplasma und Kalymma) und außerdem der für die Tripyleen so charakteristische Pigmentkörper, das Phaeodium.

Ektoplasma und Kalymma.

Nehmen wir als Beispiel etwa eine *Aulacantha*, eine *Aulosphaera* oder auch eine Phaeodinide, kurzum eine Form, bei der die Zentralkapsel von den extrakapsularen Weichkörpermassen ringsum gleichmäßig umgeben wird, so sehen wir als unmittelbare Umhüllung der Zentralkapsel eine Protoplasmaschicht ausgebildet, die bei den Tripyleen, im Vergleich zu anderen Radiolarien, besonders stark entwickelt ist. Dieser sog. »Pseudopodienmutterboden« (»Sarcomatrix« Haeckels) steht durch die Kapselöffnungen in direkter Verbindung mit den intrakapsularen Protoplasmamassen.

Nach außen zu von dem Pseudopodienmutterboden folgt ein mächtiger Gallertmantel, das »Kalymma«, dessen Dicke das Mehrfache des Durchmessers der Zentralkapsel erreichen kann. V. Haecker unterscheidet an ihm den »Alveolenkörper«, den er so nennt nach den zahlreichen, in ihn eingelagerten Flüssigkeitsansammlungen, den extrakapsularen Alveolen, und außerdem eine, wenigstens bei gewissen Formen unterscheidbare äußere, nicht alveolare Schicht[1]). Die Alveolen liegen bald lockerer, so daß sie in ihrer eigentlichen Form, d. h. als abgerundete, kugelige oder eiförmige Gebilde erscheinen, bald sind sie gegeneinander gepreßt und polyedrisch abgeplattet, wodurch eine schaumartige Struktur zustande kommt.

Vom Pseudopodienmutterboden her durchziehen, das Kalymma quer durchsetzend und zwischen den Alveolen ein anastomosierendes Maschenwerk bildend, dichte Sarkodenetze (das »Sarcoplegma« Haeckels) die Gallerte. Sie sind die Bildungsstätte der Alveolen, deren flüssig-gallertiger Inhalt in ihnen zur Ausscheidung gelangt.

An der Oberfläche des Gallertmantels treten die Protoplasmazüge zutage und vereinigen sich hier zu einem den Gallertmantel umkleidenden äußeren Netz. Von dieser äußeren Protoplasmalage, dem »Sarcodictyon« Haeckels, das in seinen Knotenpunkten etwas größere Inseln aufweist oder in anderen Fällen scheinbar zu einer vollständigen, wenn auch sehr dünnen »äußeren plasmatischen Grenzschicht« (V. Haecker) ausgestaltet sein kann, strahlen die gelegentlich verzweigten und mit einander anastomosierenden Pseudopodien rings in das umgebende Wasser aus.

Eine besondere Ausgestaltung erfahren die intrakalymmalen Sarkodezüge unter Umständen an der aboralen Seite zwischen den Parapylen. So beobachtete R. Hertwig (**1879**,

[1]) Haecker (**1908**, p. 17) gibt für *Aulacantha* das Vorhandensein einer alveolenfreien Außenschicht an, wobei er allerdings mit der Möglichkeit zu rechnen scheint (l. c., Anm. 3), daß es sich um eine vorübergehende, durch mechanische Reizung — etwa beim Fange — hervorgerufene Erscheinung handelt. — Für die Aulosphaeriden wird (l. c., p. 109) unter Hinweis auf eine von E. Haeckel (**1862**, Taf. XI, Fig. 5) gegebene Abbildung hervorgehoben, daß das Kalymma nicht, »wie bei den Aulacanthiden, aus zwei Schichten, einer homogenen Außenschicht und dem Alveolenkörper, besteht, sondern eine einförmige, von dichten Sarkodenetzen durchsetzte Gallertmasse darstellt«.

p. 100, Taf. X, Fig. 3) an der erwähnten Stelle bei *Coelodendrum* einen derberen, längsgestreiften, aus Fibrillen zusammengesetzten Fortsatz, der sich verlängerte und verkürzte und sich langsam, wie tastend, bewegte. V. Haecker (**1907a**, p. 153) gibt für seine *Phaeocolla valdiviae* das Vorhandensein einer zwischen den Nebenöffnungen bestehenden Protoplasmabildung an, die er als »Fontänenstrom« bezeichnet.

Eine Weiterbildung dieser Verhältnisse kann noch dadurch zustande kommen, daß sich an der Oberfläche der Protoplasmahülle eine, in einzelnen Fällen verhältnismäßig derbe, Außenmembran differenziert, die von den vorragenden Enden der Stacheln und ihren Verzweigungen nach Art eines Baldachins getragen wird (Textfig. 31) oder die sich — wie Haecker dies an einer rekonstruierten *Tuscarora nationalis* Borgert zu zeigen sucht (Haecker **1908**, Taf. XXII) — zwischen den langen Stacheln wie ein Fallschirm ausspannt.

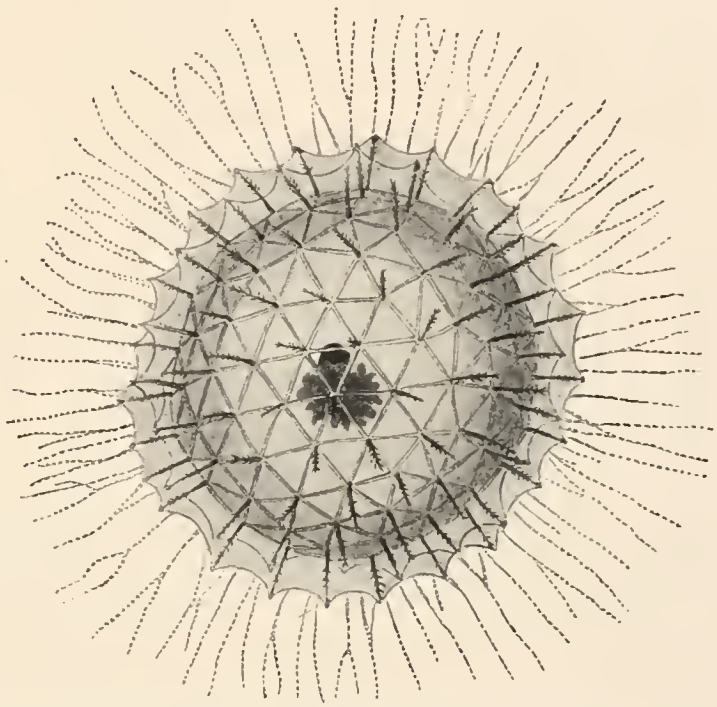


Fig. 31. *Aulosphaera labradoriensis* Borgert. Nach Haecker.

Wo es sich um eine wirkliche Membran, nicht etwa um ein Produkt handelt, das unter der Einwirkung der Reagentien auf die äußeren protoplasmatischen Bestandteile des Weichkörpers entstanden ist, müssen wir das Bestehen feiner Poren in dem Häutchen zum Durchtritt der Pseudopodien annehmen.

Wie im Vorstehenden geschildert, liegen die Dinge bei den Phaeodiniden, Cannorrhaphiden, Caementelliden, bei Aulacanthiden, Aulosphaeriden und Sagosphaeriden. Bei anderen Tripyleen weist jedoch die Gestaltung des Extracapsulariums gewisse Abweichungen auf. Dort, wo der die Zentralkapsel enthaltende Innenraum der Schale eng, und zur Entfaltung der extrakapsularen Teile wenig Platz vorhanden ist, kommt es zur Ausbildung eines sog. »sekundären Kalymma« (Haeckel), das »sowohl die Schale selbst als auch ihre Fortsätze äußerlich umhüllt«. Dabei aber treten wieder Unterschiede im Einzelnen hervor.

Ein sehr voluminöses derartiges Außenkalymma kommt nach Haeckel (**1887**, p. 1733 und 1747) den Coelodendriden und Coelographiden zu[1]). Auch bei den Castanelliden und Haeckeliniden mögen die Massen des sekundären Kalymma eine kräftigere Entwicklung zeigen.

[1]) Es sei hierbei auf die von Bütschli (**1882**) veröffentlichte Abbildung eines mit vollständigem Gallertmantel versehenen Exemplars von *Coelothamnus davidoffii* hingewiesen. Die Figur zeigt auch die sehr langen Skelettfortsätze vollkommen mit von dem Kalymma umschlossen. Bütschli erwägt eine Veränderung post mortem. Sollte der Organismus wirklich abgestorben gewesen sein, so ist im vorliegenden Falle doch wohl nur eine gelinde Quellung der Weichkörpermassen anzunehmen.

Bei den Cannosphaeriden dürfte die kleine Innenschale von einer dicken Gallertschicht umgeben sein, die den Raum zwischen jener und der äußeren Gitterkugel erfüllt[1]).

Dagegen ist bei den Challengeriden, den kleineren Medusettiden, bei den Tuscaroriden, ferner bei den Conchariden das Kalymma im Wesentlichen auf den engen Raum im Innern der Schale beschränkt, den die Zentralkapsel, besonders an der oralen Seite, frei läßt. Was hier an extrakapsularen Weichkörperteilen außerhalb der Schale anzutreffen ist, beschränkt sich auf eine gelegentlich vorhandene Ansammlung vor der Mündung und einen dünnen Überzug, der die Schale und ihre eventuell vorhandenen Fortsätze in Gestalt von »Stachelscheiden« überkleidet, sich auch hier und da wohl zwischen den Schalenfortsätzen schwimmhautähnlich ausspannt. Dazu kommt dann überall noch der Pseudopodienbesatz, den Haecker sich z. B. bei den Tuscaroriden als einen allseitig von der äußeren Weichkörperschicht ausstrahlenden Mantel vorstellt (vgl. seine Fig. 180 auf Tafel XXII).

Eine besondere Erwähnung verdienen die Verhältnisse, wie sie bei den großen Medusettiden, beispielsweise der Gattung *Planktonetta*, bestehen. Hier füllt die Zentralkapsel den Hohlraum der Schale so restlos aus, daß in ihrem Innern kein Platz für Teile des Extracapsulariums bleibt. Nach V. Haeckers Abbildung einer *Planktonetta atlantica* Borgert mit ergänztem Weichkörper hätte man sich vorzustellen, daß hier — anders als bei den Tuscaroriden — ein mächtig entwickeltes sekundäres Kalymma vorhanden ist, das die Schale mit ihren Anhangsgebilden völlig einschließt (vgl. Textfigur 32).

Wie sich *Nationaletta* mit ihrer frei zutage liegenden Zentralkapsel hinsichtlich der Ausbildung des Extracapsulariums verhält, wie dieses bei den ähnlichen skelettführenden Atlanticelliden gestaltet ist, wie ferner die merkwürdigen skelettlosen Formen der letzteren Familie, deren Körper uns in konserviertem Zustande als »nackte« Zentralkapsel von wechselnder Form entgegentritt, in dieser Beziehung organisiert sind, alles das sind Fragen, auf die wir bis jetzt nur mit Vermutungen antworten können. Einiges habe ich darüber an anderer Stelle gesagt und so darf ich vielleicht auf diese früheren Ausführungen (**1913**, p. 566) verweisen.

Das Phaeodium.

In dem Pigmentkörper, dem »Phaeodium«, wie Haeckel die im Extracapsularium der Tripyleen aufgespeicherten dunkelgefärbten Massen nennt, tritt uns das beständigste Merkmal dieser Formen entgegen.

Prüfen wir die einzelnen Familien auf das Vorhandensein dieses Bestandteiles hin, so steht für keine einzige das Fehlen der erwähnten Bildung fest. Doch könnten wir wohl bezüglich der Aulosphaeriden und Sagosphaeriden zunächst im Zweifel sein, denn das Expeditionsmaterial des »NATIONAL« wie auch das der »VALDIVIA«[2]) lieferte trotz erheblicher Mengen

[1]) Das von R. Hertwig (**1879**, Taf. IX, Fig. 2) nach dem lebenden Objekt gegebene Bild einer *Coelacantha anchorata* weist zwischen Innen- und Außenschale nur die anastomosierenden Züge des das Kalymma durchsetzenden Sarkodenetzes auf; die Andeutung des Gallertmantels und seiner äußeren Begrenzung wird vermißt. Auch V. Haecker (l. c., p. 128) nimmt das Vorhandensein einer Gallertschicht in dem Zwischenraume an.

[2]) Vgl. hierzu V. Haecker **1908**, p. 109 und 135.

von Individuen kein Stück mit wohl entwickeltem, zusammenhängendem Pigmentkörper, wie wir ihn von den übrigen Tripyleen her kennen, überall war innerhalb der Gitterschale eigentlich nur die lose — »wie ein Vogel im Käfig« — sitzende Zentralkapsel anzutreffen, die umfangreichen Mengen des Extracapsulariums waren verschwunden und höchstens Teile der äußeren, von den Stachelspitzen getragenen Sarkodehaut vorhanden. Allerdings gelang es hin und wieder,

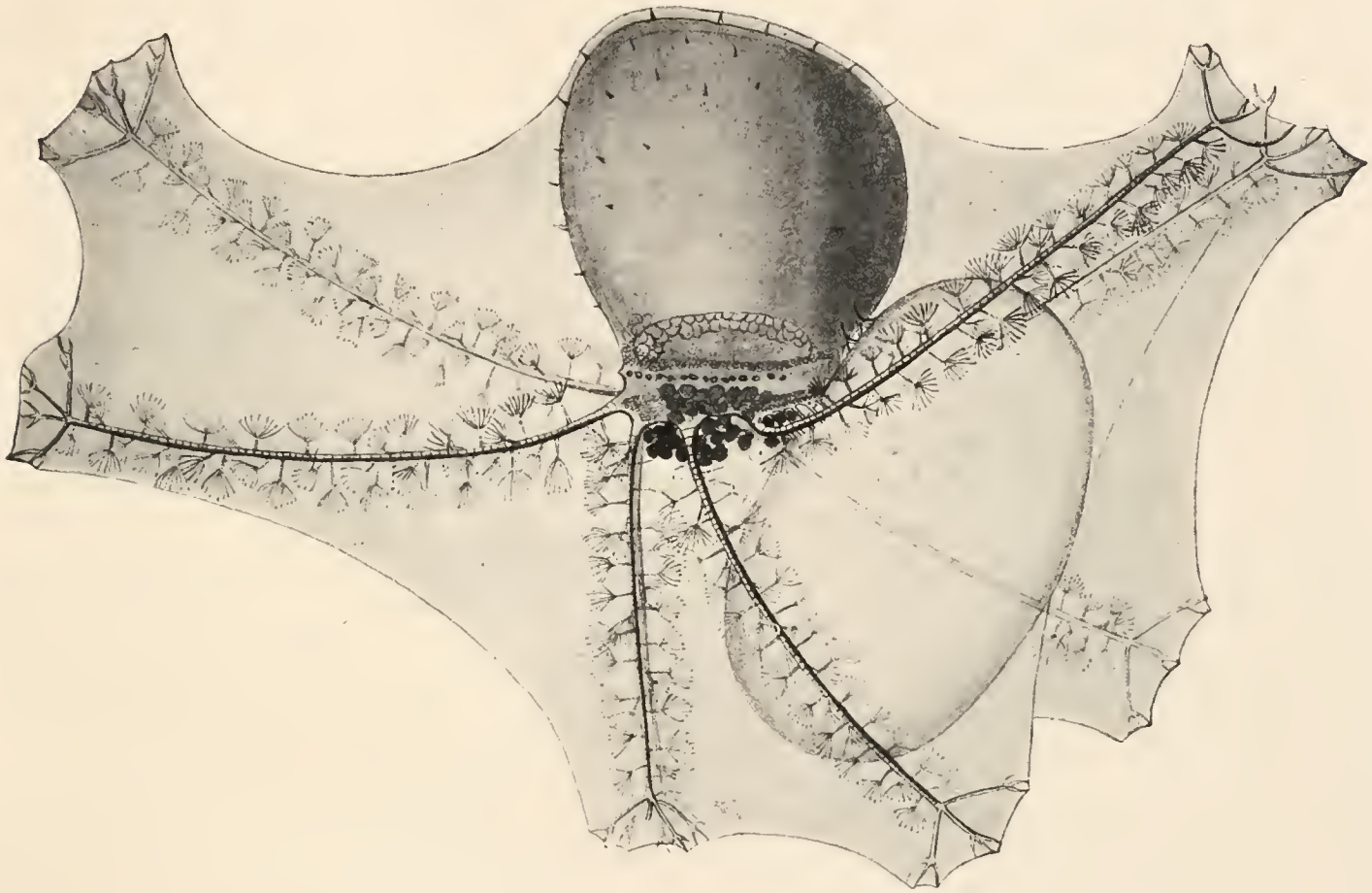


Fig. 32. *Planktonetta atlantica* Borgert. Weichkörper ergänzt. Nach Haecker.

geringe Mengen einer bräunlichen oder mattgrünen körnigen Substanz aufzufinden, die vielleicht auch als zufällige Verunreinigung gelten konnten. Daß es sich dabei tatsächlich jedoch um Reste des zum Organismus selbst gehörenden Phaeodiums handelt, darauf lassen die Beobachtungen Haeckels (**1862** und **1887**) und Schröders (**1913**) schließen, die beide sowohl für die Aulosphaeriden, als auch für die Sagosphaeriden den Besitz eines Phaeodiums feststellten, mit der Einschränkung jedoch, daß der Pigmentkörper bei ersteren Formen besonders schwach entwickelt sei.

Außer den vorgenannten beiden Familien, die, wie wir sahen, hinsichtlich der Ausbildung des Phaeodiums keine Ausnahmestellung unter den Tripyleen einnehmen dürften, würden von den gegenwärtig bekannten Arten höchstens noch gewisse Vertreter aus der Familie der Atlanticelliden hier in Frage kommen können, nämlich die skelettlosen Formen, die ich in den

Gattungen *Lobocella, Cornucella* und *Globicella* vereinigt habe. Bei ihnen wird gleichzeitig mit den extrakapsularen Protoplasmateilen auch ein Phaeodium vermißt. Doch wies ich seinerzeit (**1913**, p. 566) schon darauf hin, daß es fraglich sei, »ob sich in diesem Punkte die betreffenden Formen wirklich so ganz anders als die skelettführenden verhalten, oder ob nicht vielleicht das Fehlen aller extrakapsularen Teile bei den Alkohol-Exemplaren nur auf den Mangel eines durch die Kieselteile gebildeten Schutzes vor den Schädigungen der Konservierung und der weiteren Behandlung des Materials zurückzuführen ist«. Ich zeigte auch weiter schon, daß sogar gewisse Beweise für die Bildung von Phaeodiummassen selbst bei den skelettlosen Atlanticelliden bestehen. Davon soll weiterhin noch die Rede sein.

In seiner **Lage** zeigt das Phaeodium bestimmte Beziehungen zur Zentralkapsel insofern, als es eine dichte Ansammlung über der Hauptöffnung bildet, wo der kräftig entwickelte Pseudopodienmutterboden ihm zur Grundlage dient. Nach dem Äquator der Zentralkapsel hin nimmt die Dicke der kappenartig die Astropyle überlagernden Pigmentmassen ab, doch sieht man oft genug Tripyleen, bei denen das Phaeodium, über die orale Hälfte der Kapsel hinausreichend, in dünner Schicht auch auf ihre aboralen Partien übergreift und so unter Umständen eine vollständige Umhüllung der Zentralkapsel bildet.

Bei der Haeckelschen Ordnung der Phaeogromia, jenen Formen nämlich, deren Schale eine besondere Mündung aufweist und bei denen die Zentralkapsel im aboralen Teil des Schalenhohlraumes, die Astropyle der Schalenöffnung zugewendet, liegt, hat die erwähnte Beziehung des Pigmentkörpers zur Astropyle im Gefolge, daß die Hauptmasse des Phaeodiums stets den oralen Teil der Schale erfüllt. Dabei beobachten wir, daß im Falle reichlicher Entwicklung seine Massen vielfach aus der Schalenöffnung hervorquellen. Sind hohle Schalenfortsätze vorhanden, deren Innenraum an ihrer erweiterten Basis mit dem Schalenraum kommuniziert, so sehen wir nicht selten auch in diese Erweiterungen Teile des Pigmentkörpers hineintreten (Tuscaroriden, Circoporiden). Bei anderen Formen stellen besondere Bildungen des Skeletts Hohlräume zur mehr oder minder vollständigen Aufnahme des Phaeodiums dar, wie dies bei der Gattung *Atlanticella* und in anderer Weise bei den Haeckelschen Coelographiden der Fall ist (vgl. Textfig. 33 bis 35).

Die **Färbung des Pigmentkörpers** wechselt und weist dabei eine Menge verschiedener Töne auf, die meist zwischen Grün und Braun liegen, gelegentlich aber auch nahe an das Schwarz herankommen. Helle, graugrüne Töne sind nicht häufig, seltener noch kräftigere, mehr chlorophyll- oder dunkelgrüne. Ferner gehören auch rein braune oder rotbraune Nuancen zu den weniger gewöhnlichen Erscheinungen; öfter schon sieht man gelbliche oder schmutzig dunkelbraune. In der weitaus größten Zahl von Fällen findet man dagegen Mischfarben von Grün und Braun, Olivtöne, in denen bald die eine Grundfarbe, bald mehr die andere überwiegt und die entweder einen lichteren oder einen mehr düsteren Charakter haben.

Was den **Aufbau des Phaeodiums** betrifft, so besteht es aus einer Menge mehr oder minder dicht gelagerter kleiner Körperchen, den »Phaeodellen«, wie Haeckel sie nennt. Ihre Form unterliegt einem gewissen Wechsel. Gewöhnlich sind sie annähernd kugelig oder wenigstens rundlich, viele andere wieder sind länglich, von ellipsoidischer Form; gelegentlich sieht man auch abgeflachte und öfter noch solche von mehr unregelmäßiger Gestalt. Außer-

dem schwankt auch ihr Durchmesser erheblich: außer solchen, bei denen sich ein Maß von 5, 10, 20 μ und mehr ergibt, kann man bei demselben Individuum unter Umständen Unmengen kleinerer oder kleinster, auf kaum 1 μ herabgehender Körperchen antreffen. Dabei bemerkt man, daß in der durchschnittlichen Größe, wie auch hinsichtlich der Menge der Phaeodellen innerhalb der gleichen Art recht erhebliche Verschiedenheiten bestehen. Zudem pflegen die Phaeodellen nie alle von einheitlicher Färbung zu sein, die einen sind heller, oft ganz blaß, die anderen dunkler, und der allgemeine Farbenton, in dem das Phaeodium erscheint, entsteht aus dem Zusammenwirken dieser verschiedenen Töne.

In ihrer Struktur erscheinen die Phaeodellen, soweit sie Farbstoff führend sind, körnig durch die Einlagerung dunklerer Pigmentteilchen, vielfach sind sie auch mehr oder minder diffus gefärbt. Andere Teile des Phaeodiums zeigen einen faserigen oder einen geschichteten Bau oder sie treten uns als völlig homogene, blasse Bildungen entgegen. Gelegentlich, und namentlich bei größeren Ballen, sieht man die äußere Partie als besondere Hüllschicht differenziert.

Fig. 33.
Atlanticella planktonica Borgert.
Das der Zentralkapsel einseitig angefügte Skelett mit dem hohlen, von Phaeodiummassen erfüllten Klöppel.
Von den Stacheln nur einer in seiner vollen Länge gezeichnet. Original.

Außer dunkleren, bis vollkommen schwarz erscheinenden Pigmentkörnchen verschiedener Größe umschließt die Grundmasse der Phaeodellen meist auch noch andere Einlagerungen von wechselndem Aussehen, z. B. kleine helle, stark lichtbrechende Partikel, Kügelchen und Stäbchen, die durch Färbemittel nicht tingiert werden. Die Menge dieser Einlagerungen ist ebenfalls sehr schwankend; an manchen Phaeodellen werden sie gänzlich vermißt. Ebenso finden sich die erwähnten Gebilde nicht ausschließlich im Innern der Phaeodellen, sondern auch isoliert zwischen ihnen zerstreut.

Zu den geschilderten Bildungen treten als gelegentlicher Bestandteil des Phaeodiums noch eigentümliche, geformte Elemente hinzu, die sog. »bläschenförmigen Einschlüsse«, auf die ich weiter unten noch zu sprechen kommen werde. Ferner gesellen sich den Massen des Phaeodiums, und zwar oft in reichlicher Menge, Fremdkörpereinlagerungen verschiedenster Art bei, unter denen Diatomeen und andere einzellige Pflanzenformen sowie pflanzliche Schwärmsporen bisweilen eine nicht unwichtige Rolle spielen. Von größerer Mannigfaltigkeit noch sind die tierischen Beimengungen des Phaeodiums, so Protozoen aus verschiedenen Abteilungen, insbesondere kleinere Radiolarienarten und Silicoflagellaten, auch Foraminiferen. Ferner sind zu nennen: Ballen von Copepodeneiern, Häute von Nauplien, Greifhaken von Sagitten, Zysten verschiedener Gestalt, dann zusammengedrückte leere Membranen, deren

Herkunft meist nicht mehr zu ermitteln ist, auch hin und wieder ein- oder vielkernige Protoplasmaklumpen wechselnder Größe und ähnliche Dinge mehr.

Erwähnt seien endlich auch noch kleinere und größere schwarze kantige Brocken, die ich für Kohlenpartikel halte und deren Anwesenheit in Gegenden mit reichlichem Schiffsverkehr durch diesen leicht zu erklären wäre. Die Art und Menge aller dieser verschiedenen gelegentlichen Bestandteile des Phaeodiums wechselt naturgemäß sehr, da sie abhängig ist von der Umgebung, in der die Tiere leben; sie differiert somit auch stark bei einer und derselben Art.

Haecker wies darauf hin, daß solche von außen stammenden Einlagerungen sich nicht nur zwischen den Pigmentmassen, sondern auch im Innern der einzelnen Phaeodellen finden, ja, daß man zuweilen mehr eingeschlossene als freie Fremdkörper beobachten könne. Allerdings gilt diese Angabe nur mit gewissen Einschränkungen, insofern, als man größere Fremdkörpereinschlüsse im Innern der pigmentierten Phaeodellen vermißt. Womit dieser Unterschied zusammenhängt, wird noch zu erörtern sein.

Die in erster Linie den Aufbau des Pigmentkörpers betreffende Tatsache, daß das Phaeodium keine einheitliche Bildung sei, daß man vielmehr wohl unterscheiden müsse zwischen solchen Teilen, die ein Produkt des Tripyleenkörpers selbst darstellen, nämlich den Phaeodellen, und den gelegentlichen, von außen stammenden Einlagerungen, habe ich schon seinerzeit (**1900**) besonders betont und das eigentliche Phaeodium dem Phaeodium im weiteren Sinne gegenübergestellt.

Ich machte damals auch schon nähere Angaben über die Art der Entstehung der Phaeodellen, und da ich späterhin weitere einschlägige Resultate erhalten habe, die meine früheren Ansichten nicht nur stützen, sondern darüber hinaus unsere Kenntnis von der Natur dieses umstrittenen Körperbestandteiles erweitern, so will ich auf den Gegenstand, der auch mit der Frage nach der physiologischen Bedeutung des Phaeodiums in engstem Zusammenhange steht, hier etwas ausführlicher eingehen.

Prüfen wir, welche Auffassung die älteren Autoren von der Natur und Entstehung des Phaeodiums hatten und zu welchen Ergebnissen die neueren Untersuchungen V. Haeckers gelangten, so sehen wir zunächst Haeckel (**1862** und **1887**) in der Annahme befangen, daß die Phaeodellen, wenigstens zum Teil, echte Zellen sind, die aus einem Protoplasmakörper mit Membran bestehen und in ihrem Innern einen Kern sowie Pigmentkörnchen enthalten. Allein, wenngleich Haeckel sich bei dieser Auffassung auch auf Murray (**1876**) berufen konnte, so war er doch nicht immer gleich fest von der Richtigkeit dieser Auffassung überzeugt, denn in einem Aufsatz über die Phaeodarien (aus dem Jahre **1879**) hatte er besonders betont, daß »die Phaeodellen oder die großen braunen Körner des Phaeodium« nicht als »echte Pigmentzellen«, wie Murray angibt, angesprochen werden dürfen. Über diese Unsicherheit der Deutung ist Haeckel nicht hinausgekommen, es überrascht ihn später wieder (**1887**, p. 1535), daß im einen Falle die »Pigmentzellen« zahlreich vorhanden sind, während sie in vielen anderen Fällen gänzlich im Phaeodium fehlen.

Die Angaben, die R. Hertwig (**1879**, p. 99) über das Phaeodium gemacht hatte, ließen dagegen keinen Zweifel darüber, daß dieser Forscher in demselben keine aus Zellen zusammen-

gesetzte Bildung erblickte. Ihm schloß sich auch Karawaiew (**1895**) an, der bei seinen Untersuchungen an *Aulacantha* dem Phaeodium besondere Aufmerksamkeit zugewendet hat und der eine genaue Beschreibung seiner Bestandteile gibt. Nach Haeckel sind überhaupt von keiner Seite mehr die Phaeodellen als zellige Bildungen angesehen worden, wohl aber blieb die Frage nach ihrer Entstehung und ihrem physiologischen Charakter ein strittiges Kapitel.

In letzterer Beziehung hatte R. Hertwig sich dahin ausgesprochen, daß sie ihm den Eindruck von »halb assimilierten Nahrungsbestandteilen« machten. Haeckel hält dies für weniger wahrscheinlich und zieht mehrere andere Möglichkeiten in Betracht: So könne sehr wohl das Phaeodium der Empfindung von Licht oder Wärme dienen. Auch sei es nicht ausgeschlossen, daß das Phaeodium mit der Assimilation der Nahrung in Beziehung stehe, wobei Haeckel diesem Teil des Körpers die Aufgabe der Abscheidung eines verdauenden Fermentes zuschreibt. Weiter sei zu erwägen, ob nicht das Phaeodium vielleicht zur Abtötung oder Lähmung der Beutetiere diene, indem es eine ähnlich giftige Wirkung ausübe wie die Nessel-

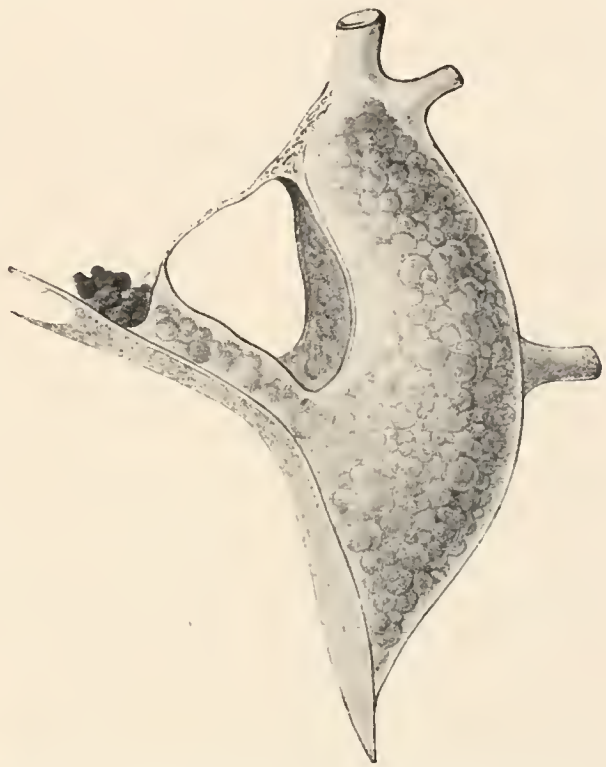


Fig. 35. Detailbild zu Fig. 34. Der seitliche Aufbau der einen inneren Schalenhälfte von *Coelodiegma murrayanum*, stärker vergrößert. Rechts in der Figur die »Galea«, von der sich nach links oben die engere »Rhinocanna« abzweigt; am offenen Ende der letzteren treten die Phaeodellen zutage. Oben in der Figur zwischen Galea und Rhinocanna das verbindende »Frenulum«. Die auf der linken Seite die Figur begrenzende »Siebplatte« trennt den Hohlraum der Galea und Rhinocauna vom Schaleninnern, in dem die Zentralkapsel gelegen ist.
Nach Haeckel.

Fig. 34. Innere Teile des Skeletts einer Coelographide, *Coelodiegma murrayanum* (Haeckel). Die beiden Schalenhälften mit ihren hohlen von Phaeodiummassen erfüllten Fortsätzen.
Nach Haeckel.

zellen der Cnidarier. Endlich hält Haeckel es noch für möglich, daß die Phaeodellen pflanzliche Symbionten der Tripyleen seien, einzellige Algen, die mit diesen Radiolarien vergesellschaftet leben, ähnlich den bei anderen Radiolarien sich findenden Zooxanthellen.

Karawaiew, der ebenfalls Stellung zu dieser Frage nimmt, ist geneigt, mit Haeckel eine Mitwirkung des Phaeodiums bei der Assimilation der Nahrung anzunehmen, wobei er betont, daß man gerade zwischen den Phaeodellen unverdauliche Nahrungsbestandteile finde.

V. Haecker, der neueste Forscher in dieser Reihe, vertritt insofern einen ähnlichen Standpunkt, als er sich auch auf die Seite derjenigen Autoren stellt, die das Phaeodium mit Ernährungsvorgängen in Beziehung bringen. Die Verdauung der aufgenommenen Nahrung soll nach ihm in den Phaeodellen vor sich gehen.

Ich habe die hier zusammengestellten verschiedenen Annahmen zum Teil bereits in meiner *Aulacantha*-Arbeit (**1900**, p. 260ff.) erörtert und bei der Gelegenheit ausgeführt, daß schwerlich die Bedeutung des Phaeodiums in einer der angedeuteten Richtungen liegen kann.

Um dieser Frage weiter nachzugehen, dürfte es sich empfehlen, zunächst einmal festzustellen, welcher Art die **Substanz der Phaeodellen**, sein mag. Karawaiew hält die Grundmasse der Phaeodellen für protoplasmatisch, Haecker meint auf Grund seiner Untersuchungen an *Phaeocolla valdiviae* einen Wechsel festgestellt zu haben, wobei die Phaeodelle im Anfangsstadium ihrer Bildung schleimiger Natur ist. In diesem gut tingierbaren Zustand umgibt sie die aufgenommenen Nahrungsteile. Während der Verdauung der Nahrung nimmt die Phaeodelle eine blasse, gallertige Beschaffenheit an, und schließlich wandelt sie sich in ein Gebilde von gerunzeltem oder gefaltetem Aussehen um. Gleichzeitig soll (bei *Phaeocolla valdiviae*) eine Verlagerung von der oralen nach der aboralen Seite der Zentralkapseln durch den sog. »Fontänenstrom« stattfinden. Die pigmentierten Phaeodellen werden als eine andere Modifikation oder als Endstufe der Entwicklung dieser Gebilde angesehen.

Das weitere Wesentliche der Haeckerschen Auffassung liegt in der Ansicht, daß die Bildungsstätte der Phaeodellen das Extracapsularium ist, wo sie »als schleimartige Sekrettropfen in der extrakapsularen Sarkode ihre Entstehung nehmen«.

Diese Angaben und die Resultate, zu denen ich bezüglich der substantiellen Beschaffenheit der Phaeodellen bei meinen 1900 veröffentlichten Untersuchungen gelangt war, scheinen nicht leicht in Übereinstimmung mit einander gebracht werden zu können. Zunächst betonte ich, daß ich die Phaeodellen fast vollkommen indifferent gegen Farbstoffe gefunden hätte, dann berichtete ich über das Ergebnis ihrer Behandlung mit Millons Reagens, über ihr Verhalten bei Pepsineinwirkung, über ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber Säuren, Alkalien und anderen Reagentien. Aus allen diesen Versuchen zog ich den Schluß, daß es sich bei der Substanz der Phaeodellen nicht um Protoplasma — und heute würde ich hinzufügen: auch nicht um Schleim- oder Gallertsubstanzen — handeln könne[1]).

Dieser Hinweis läßt schon deutlich erkennen, daß die Bezeichnung »Phaeodelle« offenbar in verschiedenem Sinne gebraucht worden war, denn es ist nicht wohl anzunehmen, daß schleimige oder gallertige Massen von mir als indifferent gegen Farbstoffe bezeichnet worden wären oder für sie eine besondere Festigkeit gegenüber starken Alkalien, Säuren usw. hätte konstatiert werden können.

Ich habe schon an anderer Stelle (**1909 a**, p. 243, Anmerkung) darauf hingewiesen, daß ich den Begriff der Phaeodellen viel enger fasse als Haecker, und hierin ist, wie auch Mielck (**1912**, p. 154, Anmerkung) erkennt, der Grund für gewisse scheinbare Widersprüche der Angaben hinsichtlich der substantiellen Beschaffenheit dieser Bildungen gegeben.

[1]) Da ich in der erwähnten früheren Arbeit (l. c., p. 260—269) mancherlei Einzelheiten berührt habe, auf die ich nicht nochmals zurückkommen möchte, so verweise ich hier gleichzeitig auf meine damaligen Ausführungen.

Es sei gleich hier betont, daß sich meine Angaben — besonders auch diejenigen über die Entstehung der Phaeodellen — nur auf jene widerstandsfähigen, Farbstoffen wenig zugänglichen, fast immer durch deutliche Pigmentierung ausgezeichneten Bestandteile des Phaeodiums beziehen. Diese Umgrenzung des Begriffs entspricht auch wohl der ursprünglichen Bedeutung, die Haeckel mit dem Ausdruck verband, indem er (**1887**, p. 1533) die Phaeodellen als »the peculiar dark pigment-granules composing the phaeodium« bezeichnete. In ähnlichem Sinne finde ich auch bei Mielck (l. c., p. 152 und 153) den Ausdruck gebraucht. Seine Definition lautet: »Unter Phaeodellen möchte ich nur die mehr oder weniger unregelmäßig kugeligen Gebilde verstehen, die im Innern in einer bräunlichen Grundmasse fast immer jene dunkelkörnigen Pigmentkörperchen beherbergen.« Daß einerseits diese und andererseits die schleimigen Phaeodellen Haeckers in ihrer Natur und Herkunft etwas Verschiedenes sind, soll im Folgenden näher dargelegt werden.

Im ersten Teil meiner *Aulacantha*-Arbeit (**1900**, p. 264) suchte ich den Nachweis zu führen, daß die **Bildungsstätte der Phaeodellen das Innere der Zentralkapsel** ist[1]). Ich stützte mich dabei auf die Beobachtung, daß kleine Pigmentkörnchen, ja, sogar wohlausgebildete, richtige Phaeodellen, wie man sie allgemein außerhalb der Zentralkapsel findet, auch innerhalb derselben, im oralen Teil der Endoplasmamasse, unter der Hauptöffnung, und zum Teil bis zwischen die radären Lamellen vordringend, angetroffen wurden. Da das extrakapsulare Phaeodium gerade die orale Partie der Zentralkapsel, und hier wieder insbesondere die Astropyle, kappenartig überlagert, so schienen sich mir damit deutliche Hinweise auf die intrakapsulare Entstehung der Phaeodellen darzubieten.

Haecker (l. c., p. 543) konnte sich mit dieser Deutung der Befunde nicht einverstanden erklären, es sei nicht nötig, »aus diesen Vorkommnissen eine intrakapsuläre Entstehung der Phaeodellen abzuleiten, selbst dann nicht, wenn sich genau die nämlichen Gebilde in der Extrasarkode vorfinden würden. Es wäre ja sehr gut möglich, daß bestimmte Stoffwechselprodukte sowohl im intra- wie im extrakapsulären Plasma ihre Entstehung nehmen, ohne daß eine Überwanderung in geformtem Zustand stattzufinden braucht.« Haecker fügt dann noch hinzu, er habe keine Anhaltspunkte für eine Bestätigung meiner Annahme finden können, insbesondere seien ihm weder bei Aulacanthiden noch bei irgend einer anderen Tripyleengruppe endoplasmatische Phaeodellen begegnet.

Demgegenüber sei nun auf zwei weitere bedeutsame Befunde hingewiesen, die nicht unwesentlich zur Klärung der Sachlage beitragen dürften. Der eine betrifft die Feststellung intrakapsularer Phaeodiummassen bei einer Atlanticellide. Obgleich diese Beobachtung von den beiden die neuere ist (Borgert, **1913**), möge sie hier an erster Stelle erwähnt sein. Es handelt sich um die Art *Cornucella maya*, bei der ich im Innern der Zentralkapsel einen ganzen Ballen bräunlichgrüner Phaeodellen feststellen konnte (vgl. Textfigur 36). Dieser Befund verdient auch deswegen besondere Beachtung, weil bei der Gattung *Cornucella* und ein paar anderen

[1]) Aus den betreffenden Ausführungen ist klar ersichtlich, daß es sich dort nur um die pigmentführenden Bildungen handelt.

Atlanticelliden-Gattungen ein extrakapsulares Phaeodium nicht zur Beobachtung kam und durch die Auffindung der erwähnten endoplasmatischen Pigmenteinlagerungen der Beweis erbracht wird, daß hinsichtlich des Vorhandenseins dieses charakteristischen Körperbestandteiles der Tripyleen die skelettlosen Formen unter den Atlanticelliden keine Ausnahme bilden dürften[1]).

Wichtiger in der vorliegenden Frage ist aber die Auffindung einer sehr primitiv gebauten kleinen Tripyleen-Art, *Phaeocolla pygmaea* Borgert, die nicht nur den charakteristischen extrakapsularen Pigmentkörper aufweist, sondern sich vor allen sonst bekannten Formen durch den regelmäßigen Besitz eines umfangreichen endoplasmatischen Phaeodiums auszeichnet. Ich habe über diesen Fund im zweiten Teil meiner *Aulacantha*-Arbeit (**1909a**, p. 205 und 206, Taf. 17, Fig. 64 bis 66) und in meinem Bericht über die Phaeodiniden der Plankton-Expedition (**1909b**, p. 284 u. 288, Taf. XXII, Fig. 1 u. 2) berichtet. Neuerdings ist die gleiche Form von Mielck (**1912**) zum Gegenstand einer besonderen Abhandlung gemacht worden[2]).

Hier haben wir den Fall vor uns, daß das intrakapsulare Phaeodium eine ständige Eigentümlichkeit des Tripyleenkörpers darstellt. Wir sehen dabei den Kern stark nach der aboralen Seite der Zentralkapsel verlagert, während die ganze orale Partie des Kapselinnern bis unter die Hauptöffnung von dichten olivfarbenen Phaeodellenmassen erfüllt ist, die oft den Kern noch seitlich umgreifen und nur spärlichen Raum für das Endoplasma lassen (vgl. Textfigur 37 und 38). Die stark exzentrische Lagerung des Kernes scheint allerdings nicht durch die Massen des Phaeodiums bedingt zu sein. Das zeigen mir einige Funde besonderer Art: Unter den vielen mir vorliegenden Exemplaren von *Phaeocolla pygmaea* beobachtete ich einzelne, bei denen nur ein paar, gelegentlich sogar nur eine einzige Phaeodelle, im Innern der Zentralkapsel sichtbar war, die als leuchtend grünes oder als bräunliches rundliches Gebilde neben dem Kern lag. Was die Bedeutung dieser Funde wesentlich erhöht, ist die Tatsache, daß in solchen Fällen extrakapsulare Phaeodellen noch ganz fehlten, wir hier also das Phaeodium in den ersten Stadien seiner Bildung vor uns haben und diese unverkennbar auf eine intrakapsulare Entstehung hindeuten.

Auch Mielck berichtet von ähnlichen Beobachtungen, die er an frühen Entwicklungszuständen von *Phaeocolla pygmaea* machte. Solche jugendlichen Exemplare »zeigten in dem bereits deutlichen Kalymma nur sehr wenige oder in einzelnen Fällen sogar noch gar keine Phaeodellen, während in der Zentralkapsel stets schon Phaeodium vorhanden war. Die letzterwähnte Tatsache trägt zum Beweise bei, daß sämtliche Phaeodellen aus der Zentralkapsel stammen und solche nicht etwa auch im Kalymma gebildet werden«.

In seinem Bau zeigt dieses »Endophaeodium«, wie Mielck es nennt, vollkommen die Beschaffenheit des typischen Phaeodiums. Es besteht aus pigmentierten Phaeodellen, deren

[1]) Die mit einem Fremdkörperskelett ausgestattete *Miracella*, die in dieser Beziehung zwischen den skelettlosen und den skelettführenden Arten dieser Gruppe steht, besitzt ein wohlausgebildetes Phaeodium (siehe Textfig. 24).

[2]) Schröder (**1913**) scheint in dem Material der Deutschen Südpolar-Expedition eine unserer *Phaeocolla* nahestehende Art beobachtet zu haben. Ich verweise dabei auf seine Fig. 4 der Tafel XXIII. Schröder nennt die Form *Caementella antarctica* n. sp. Man erhält durch die Abbildung den Eindruck, daß die betreffende Tripylee eine Zentralkapsel mit aboral gelegenem Kern und stark entwickeltem Endophaeodium besitzt, während der extrakapsulare Pigmentkörper schwache Ausbildung zeigt.

natürliche Tönung auch nicht durch Färbungsmittel verändert wird, und aus allerhand, teils dunklen, teils helleren, z. T. stark lichtbrechenden Körnchen und Partikelchen, die nicht nur zwischen, sondern auch in den Phaeodellen selbst angetroffen werden.

Durch die Astropyle treten die intrakapsularen Phaeodiummassen nach außen und lagern sich dort über der Hauptöffnung und deren Umgebung ab, umhüllen aber auch oft genug die entgegengesetzte Seite der Zentralkapsel. Das Austreten von Phaeodellen durch die Hauptöffnung findet sich in mehreren Figuren bei Mielck dargestellt. Erwähnenswert ist noch, daß Mielck die von mir als Einlagerungen des Extracapsulariums bei *Phaeocolla pygmaea* beschriebenen Kieselteilchen, wie kleine Diatomeenpanzer oder Bruchstückchen von solchen, ebenso gefältelte Membranen, ganz vereinzelt auch im Endophaeodium beobachtet hat, doch fand er in Bestätigung dessen, was ich schon früher (**1900**, p. 266) im Allgemeinen bemerkt hatte, größere, definierbare Fremdkörperbestandteile nie in den Phaeodellen selbst eingeschlossen, ebensowenig, wie deutliche Zellen tierischen oder pflanzlichen Ursprungs.

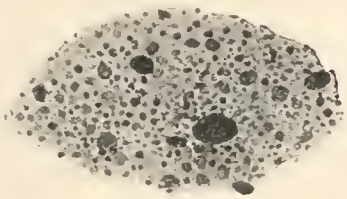


Fig. 36. Schnitt durch einen intrakapsularen Phaeodellenballen aus *Cornucella maya* Borgert. Original.

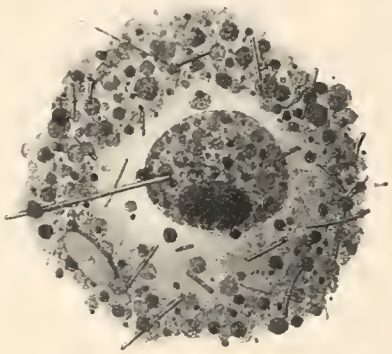


Fig. 37. *Phaeocolla pygmaea* Borgert. Totalabbildung. Die Zentralkapsel enthält ein stark entwickeltes Innenphaeodium, außerdem sind dichte Massen von Phaeodellen im Extracapsularium vorhanden. Original.

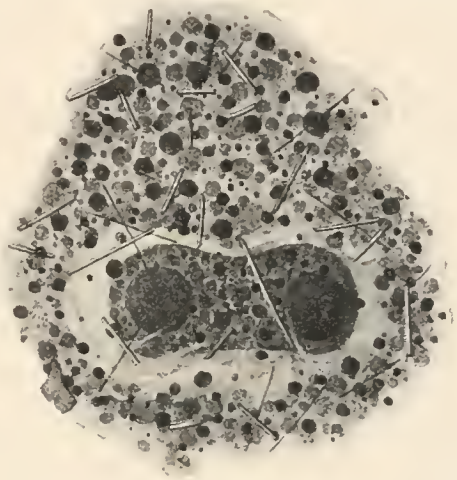


Fig. 38. Ein anderes, in Teilung begriffenes, Exemplar von *Phaeocolla pygmaea*, das hinsichtlich der Ausbildung des Phaeodiums ähnliche Verhältnisse zeigt, wie das in Figur 37 dargestellte Individuum. Original.

Bei *Phaeocolla pygmaea* tritt uns unter den bisherigen Beobachtungen der deutlichste und beweiskräftigste Fund für den Nachweis einer intrakapsularen Entstehung der pigmentierten Phaeodellen entgegen, und wenn Haecker mit Rücksicht auf die Bildung des Phaeodiums berichtet, daß bei jungen Exemplaren von *Protocystis (Challengeria) naresi* die erste Anlage aus nur sehr wenigen, stark färbbaren (!) im extrakapsularen Plasma auftretenden Phaeodellen bestehe, so mag dies unbezweifelt für die in diesem Fall vorliegenden Schleim- oder Verdauungsphaeodellen zutreffen, deren Erscheinen vor den pigmentierten Phaeodellen im Extracapsularium uns natürlich erscheinen dürfte, wenn wir die physiologische Bedeutung beider Arten von Gebilden näher ins Auge fassen.

In der wichtigen Frage nach der **physiologischen Bedeutung** der Phaeodellen war ich (**1900**, p. 266 ff. und **1909a**, p. 242) zu dem Schluß gelangt, daß es sich bei ihnen um Endprodukte des Stoffwechsels, um Ausscheidungen handelt, und ich habe auch eine Erklärung

dafür zu geben versucht, weshalb diese Teile nicht sogleich ganz aus dem Körper entfernt werden. Hinsichtlich ihres stofflichen Charakters zog ich dabei die Aufspeicherung von Harnsäure in ihrem Innern in Erwägung, deren Nachweis mir jedoch nicht einwandfrei gelang. Ferner wies ich darauf hin, daß in der Substanz der Phaeodellen sehr wohl auch Umwandlungsprodukte unbrauchbar gewordener oder überschüssiger Kernmaterialien vorliegen könnten. Ich habe diese Möglichkeit seinerzeit des näheren diskutiert und für solche Kernteile die Bezeichnung »abortive Chromidien« in Vorschlag gebracht.

Mielck ist auf Grund seiner Untersuchungen zu einer ähnlichen Auffassung gekommen, indem er ebenfalls in abgetrennten Teilen des Kernes wichtige stoffliche Grundlagen der Phaeodellen erblickt. Solche abgelösten Kernsubstanzen sieht Mielck in den Einschlüssen der von ihm im Endoplasma von *Phaeocolla pygmaea* beobachteten »Chromidienbläschen«, in denen er eine wechselnde Zahl von Chromatinbröckchen fand. Allerdings möchte Mielck diese Bildungen bei *Phaeocolla* lieber den Mesnilschen »Trophochromidien« zurechnen. Mielck hält es »für wahrscheinlich, daß der Inhalt des Chromidienbläschens der Nahrung beigemengt wird, und daß die Phaeodelle als Überbleibsel der Nahrung und des Chromidienbläschens anzusehen ist«. Die Verdauungsvorgänge sollen sich bei *Phaeocolla pygmaea* intrakapsular abspielen und zu diesem Zweck von außen stammende Fremdkörper auch in das Innere der Zentralkapsel aufgenommen werden.

Mithin sind auch nach Mielcks Auffassung die intrakapsular entstehenden echten Phaeodellen als Endprodukte des Stoffwechsels anzusehen.

Daneben würden als extrakapsular sich bildende Bestandteile des Phaeodiums die Schleim- oder Gallertphaeodellen Haeckers stehen, die nach ihm für die Lebensvorgänge der Tripylee insofern von Bedeutung sind, als in ihnen die in das Extracapsularium aufgenommenen Nahrungsteile zur Verdauung gelangen.

* * *

Was sich aus den bisherigen Untersuchungen hinsichtlich der vielerörterten Frage nach der Natur und Herkunft des Phaeodiums ergibt, läßt sich in seinen wesentlichsten Punkten etwa in folgender Weise zusammenfassen:

Das Phaeodium ist kein einheitliches Gebilde, sondern es besteht aus Teilen ganz verschiedenen Ursprungs, nämlich aus solchen, die vom Organismus selbst erzeugt werden, und aus von außen aufgenommenen Fremdkörpern verschiedener Art. Als selbst erzeugte Bestandteile kommen zunächst die Phaeodellen in Betracht, die aber wiederum in zwei Gruppen zerfallen. Die einen, die echten oder eigentlichen Phaeodellen, sind mehr oder minder deutlich pigmentiert. Sie pflegen keine größeren Fremdkörpereinschlüsse zu enthalten. Ihre Bildungsstätte ist das Endoplasma, aus dem sie als geformte Ballen oder in Gestalt kleinerer Partikelchen durch die Hauptöffnung in das Extracapsularium übertreten, um sich hier besonders vor und in der Umgebung der Astropyle abzulagern. Ihrer stofflichen und physiologischen Natur nach sind sie nicht protoplasmatisch, sie sind vielmehr Endprodukte des Stoffwechsels, die vor der Astropyle abgelagert, bei geeigneter Gelegenheit auch aus dem Körper entfernt werden.

Gebilde anderer Art, die von diesen Phaeodellen im engeren Sinne wohl zu unterscheiden sind, stellen die Schleim- oder Gallertphaeodellen dar, von denen Haecker spricht. Im Gegensatz zu ersteren entstehen sie aus Teilen des Extracapsulariums. Sie haben ein blasses Aussehen, durch geeignete Farbstoffe werden sie teilweise gut tingiert; in bestimmten Stadien der Entwicklung erscheinen sie geschichtet oder gefaltet. Sie sind reich an den verschiedensten von außen stammenden Einschlüssen, unter denen auch kernhaltige Zellen gelegentlich eine Rolle spielen. Was die Bedeutung dieser Schleim- und Gallertphaeodellen betrifft, so dürfte Haecker im Recht sein, wenn er sie als Verdauungsorganellen ansieht.

Weiter wären als gelegentlicher Bestandteil des Phaeodiums, und gleichzeitig auch als Erzeugnis des Tripyleenkörpers selbst, noch die sog. »bläschenförmigen Einschlüsse« anzuführen, die wie die echten Phaeodellen innerhalb der Zentralkapsel entstehen und auf dem Wege durch die Hauptöffnung in das Extracapsularium gelangen. Auch bei ihnen dürfte es sich um geformte Stoffwechselprodukte des Organismus handeln[1]).

Zu diesen das Phaeodium der Tripyleen aufbauenden Teilen gesellen sich endlich noch als von außen stammende Beimengungen alle jene größeren Fremdkörper verschiedener Art, von denen bereits weiter oben die Rede war. Sie finden sich sowohl in Schleim- und Gallertalveolen eingeschlossen, als auch frei in das Phaeodium eingelagert. In der Hauptsache dürfte es sich bei ihnen um Nahrungsteile und deren unverdauliche Reste handeln. Diese letzteren Einlagerungen können nicht als ein integrierender Bestandteil des Phaeodiums gelten, sie stellen vielmehr eine in ihrer Menge und Zusammensetzung durchaus wechselnde, oft kaum nachzuweisende Beimengung des Phaeodiums dar, die in Abhängigkeit von der umgebenden Tier- und Pflanzenwelt steht und somit einem erheblichen Wechsel unterliegt.

Es sei im Anschluß hieran erwähnt, daß nach Haeckers Ansicht die Aulacanthiden und die Tripyleen überhaupt einen ausgesprochen herbivoren Charakter besitzen, doch scheint mir nach meinen Erfahrungen in derartig verallgemeinerter Form die Angabe kaum zutreffend zu sein.

B. Das Skelett.

Über die Skelettbildungen der Tripyleen liegt eine Fülle von Angaben vor. Seit Haeckel und Hertwig, denen wir die ersten diesen Gegenstand betreffenden Mitteilungen verdanken, sind jene zierlichen Kieselgebilde wiederholt zum Gegenstand der Untersuchung gemacht worden. Was dabei an Resultaten erlangt wurde, ist aus den verschiedenen Einzelberichten ersichtlich.

Auch von allgemeineren Gesichtspunkten aus sind die Skelettbildungen behandelt worden, so finden wir vor allem bei V. Haecker (**1908**) ausführlich die mechanischen Bauprinzipien erörtert, die das Gerüstwerk des Tripyleenskelettes beherrschen, das »bei möglichster Materialersparnis und Leichtigkeit in erster Linie den Forderungen der Druck-, Biegungs- und Zugfestigkeit zu genügen hat«. Ferner beschäftigt sich Haecker mit der wichtigen Frage der

[1]) Vgl. weiter unten im II. Abschnitt das Kapitel über die bläschenförmigen Einschlüsse.

Beziehungen zwischen den Skelettstrukturen und der Beschaffenheit des umgebenden Mediums, dem Unterschiede zwischen Warmwasser- und Kaltwasserformen, zwischen Oberflächen- und Tiefenbewohnern, mit der Vererbung und Variation sowie mit anderen sich darbietenden einschlägigen Problemen.

Unter diesen Umständen glaube ich mich hier auf gewisse Einzelfragen beschränken zu dürfen, denen nachzugehen mich das mir vorliegende Material angeregt hat. Hat Haecker sich eingehend mit den Skelettbildungen beschäftigt, soweit sie vom Tripyleenkörper selbst erzeugt werden, so möchte ich besonders die sich ein Fremdkörperskelett bauenden Formen zur Betrachtung heranziehen. Auch auf ein paar andere Fragen, wie z. B. die Beschaffenheit der ersten Skelettanlagen und die Möglichkeit einer Lösung von Kieselsäure durch den Tripyleenorganismus soll kurz eingegangen werden. Im Anschluß daran werde ich in einem angefügten besonderen Abschnitt einen Überblick über die Schwebevorrichtungen des Tripyleenkörpers geben, wobei besonders die neu entdeckten Gruppen, die Planktonetten, Nationaletten und Atlanticelliden mit ihrem eigenartigen Bau Berücksichtigung finden sollen.

Wenden wir uns zunächst den Formen mit **Fremdkörperskelett** zu, so sehen wir in den Phaeodiniden ursprünglich skelettlose Tripyleen vor uns, bei denen das Vorkommen von Kieselgebilden sich auf die gelegentliche, unregelmäßige Einlagerung solcher Teilchen verschiedenen Ursprungs in die Weichkörpermasse beschränkt. Auf der andern Seite stehen diejenigen Formen, die kieselige Fremdkörper zum Aufbau einer äußeren Hülle oder auch zum Einbau in das eigene Skelett verwenden.

Die ersten Mitteilungen über das Vorkommen von Fremdkörperskeletten bei Tripyleen stammen aus dem Jahre 1891. In meiner Arbeit über die Dictyochiden führte ich damals den Nachweis, daß die hütchenförmigen oder steigbügelähnlichen Kieselgebilde, wie sie R. Hertwig und Haeckel bei gewissen Tripyleen an der Oberfläche des Kalymma fanden und für ein Erzeugnis des Radiolarienkörpers hielten, die Skelette kleiner selbständiger Flagellaten seien. Die in Frage stehenden, mit einem Kieselpanzer ausgestatteten Flagellatenformen, unter denen eine Reihe sich auf mehrere Gattungen verteilender Arten zu unterscheiden ist, vereinigte ich in einer besonderen, als »Silicoflagellaten« bezeichneten Gruppe. Für die betreffenden Tripyleen, die in der angegebenen Weise Dictyochidenpanzer (oder auch Kieselbildungen anderer Herkunft) zur Bekleidung der Körperoberfläche verwenden, schlug ich später (vgl. **1909a** und **1909b**) den Namen »Caementelliden« vor.

Bei den Caementelliden ist nun aber das zur Verwendung kommende Fremdkörpermaterial viel reichhaltiger, als nach den ersten Beobachtungen anzunehmen war. Außer den Silicoflagellaten- (Dictyochiden-) Panzern werden Diatomeenschalen mannigfacher Gestalt, ganze Radiolarienskelette kleinerer Arten und alle möglichen kieseligen Bruchstücke der verschiedensten Herkunft aufgenommen. Mit dieser Verschiedenheit der Kieselteile wechselt aber auch gleichzeitig in hohem Grade das Aussehen der sich mit ihnen bedeckenden Tripyleen. Schon die äußere Körperform ist von der Beschaffenheit der verwendeten Hartgebilde außerordentlich abhängig. Dort, wo die letzteren nur klein sind, sehen wir die den betreffenden Tripyleen ursprünglich zukommende Kugelform vielfach kaum erheblich verändert.

Anders jedoch, wenn es sich um flächenbildende oder sonst umfangreichere Körper handelt. In diesem Falle kann durch sie die sphärische Gestalt des von ihnen umkleideten Radiolars völlig unterdrückt und die Kugel zu einem würfelähnlichen Gebilde oder auch zu einer unregelmäßigen, klumpenartigen Masse umgestaltet werden.

Ich will hier ein paar solche verschiedene Fälle zur Darstellung bringen und wähle zunächst eine Caementellide aus (Textfigur 39), bei der die kugelige Körperform noch sehr gut erhalten ist. Die Oberfläche ist hier hauptsächlich mit Gehäusen von *Dictyocha stapedia* Haeckel bedeckt, zwischen denen sich ganze Panzer oder Schalenbruchstücke von Diatomeen eingefügt finden, und zwar von einer trommelähnlichen und einer stabförmigen Art.

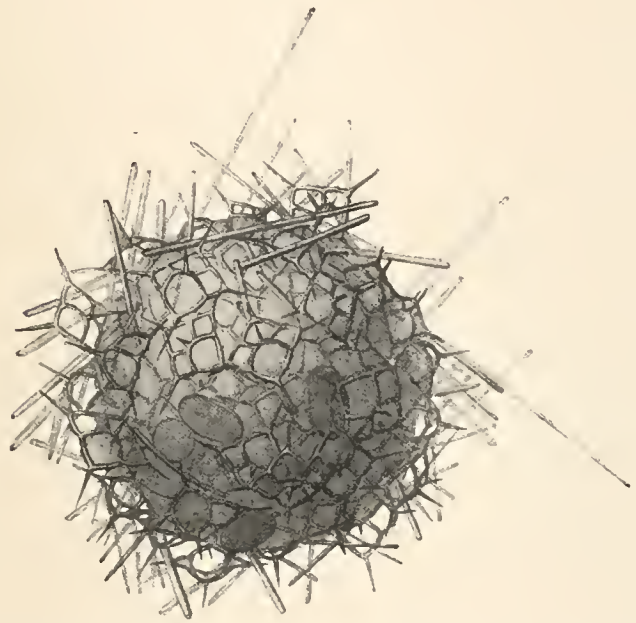


Fig. 39. *Caementella.* Der kugelige Körper ist in der Hauptsache mit den Gehäusen von *Dictyocha stapedia* Haeckel bedeckt. Daneben, weniger zahlreich, Diatomeenpanzer verschiedener Art. Original.

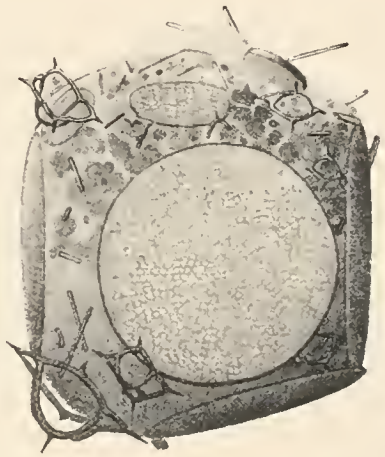


Fig. 40. *Caementella.* Die *Dictyochen*-Gehäuse treten mehr zurück; die großen kreisrunden Schalenstücke von *Coscinodiscus excentricus* Ehrenberg geben dem Körper eine würfelähnliche Gestalt. Original.

Das folgende Bild (Textfigur 40) gibt eine andere Caementellide wieder, deren Körper unter dem Einfluß der ihn bekleidenden Kieselgebilde eine fast würfelähnliche Gestalt angenommen hat. Die Seiten sind abgeflacht und werden durch Schalenstücke von *Coscinodiscus excentricus* Ehrbg. bekleidet, während Dictyochenpanzer und verschieden gestaltete kleinere Kieselteile unbekannter Herkunft in die von den großen Diatomeenscheiben unbedeckt gebliebenen Zwischenräume eingefügt sind.

In Textfigur 41 sehen wir ein größeres, unregelmäßig länglich rundes Gebilde vor uns, das den Körper einer mit Kieselteilen verschiedener Natur überkleideten Caementellide darstellt. Die Hauptmasse der Auflagerungen besteht in diesem Falle wiederum aus Panzern von *Coscinodiscus excentricus* Ehrbg., die in dichtgedrängten Massen, sich mit den Rändern zum Teil übergreifend, die Oberfläche der Tripyleenform bedecken. Ihnen gesellen sich vereinzelte

Gehäuse von *Asteromphalus heptactis* Ralfs und *Triceratium* zu. Dazwischen sehen wir, mit der Längsachse senkrecht auf der Oberfläche des Tripyleenkörpers stehend, die Skelette verschiedener Radiolarienformen (Nassellarien und Spumellarien) in die Fremdkörperhülle eingefügt. Außerdem bemerkt man noch zahlreiche sonstige, radiär nach allen Seiten weisende Kieselgebilde, darunter Schalen einer, *Nitzschia angulares* nahestehenden Diatomeenart, einen einzelnen derben, mit dem verdickten Basalende nach außen gerichteten Castanellidenstachel, sowie andere, am äußeren Ende zugespitzte Kieselstacheln, über deren Herkunft nichts Sicheres zu ermitteln war.

Während in dem eben geschilderten Falle unter dem Fremdkörpermaterial die Diatomeenpanzer überwiegen, daneben aber als Bestandteil der Kieselhülle die Skelette verschiedener kleiner Radiolarienformen uns entgegentreten, bietet sich uns bei der in Textfigur 42 abgebildeten Caementellide ein Beispiel dafür, daß das Mengenverhältnis der beiden Arten von Kieselbildungen auch ein umgekehrtes sein kann. Wir haben hier eine *Caementella*-Form vor uns mit länglich rundem Körper, der dicht überkleidet ist mit den Skeletten und den Bruchstücken von Gehäusen verschiedener Mikroradiolarienarten. Die außerdem vorhandenen Diatomeenschalen, nämlich die Panzer von *Coscinodiscus excentricus* Ehrbg., *Coscinodiscus lineatus* Ehrbg., *Triceratium* sowie einer faden- oder stabförmigen Spezies, treten als Bestandteil der Fremdkörperhülle dagegen mehr in den Hintergrund.

Nun gibt es, wie ich feststellen konnte[1]), außer den Caementelliden auch noch andere Tripyleenformen, die, eines eigenen Skelettes entbehrend, ihre Körperoberfläche mit kieseligen Fremdkörpern bedecken, und zwar beobachten wir diese Erscheinung innerhalb der Familie der Atlanticelliden, speziell bei der von mir als *Miracella ovulum* bezeichneten Form. Sie besitzt die für die ganze Familie charakteristische blasenartig aufgetriebene Zentralkapsel, die im vorliegenden Falle einfach eiförmig, bei anderen hierher gehörenden Gattungen dagegen mit sack- oder fingerförmigen Ausstülpungen der Wandung versehen ist.

Während bei allen anderen Arten der Familie entweder jegliche Kieselgebilde fehlen oder aber ein eigenes Skelett in Gestalt eines einseitigen Anhanges entwickelt ist, weist die Zentralkapsel bei *Miracella ovulum* eine stellenweis dichtere, an anderen Punkten lockerere Überkleidung mit Kieselbildungen fremden Ursprungs auf, unter denen Dictyochenpanzer den weitaus wichtigsten Bestandteil bilden. Dazu kommen noch vereinzelte Radiolarienskelette und Diatomeenschalen sowie eine Anzahl feinster Kieselstacheln, deren ursprüngliche Zugehörigkeit nicht festgestellt werden konnte. Die Dictyochenpanzer zeigen die gleiche Lage, in der wir sie bei den Caementelliden anzutreffen gewohnt sind, sie sind also auch hier mit ihrer breiten Basalfläche dem Tripyleenkörper aufgelagert, und zwar ist es im vorliegenden Falle, zum Unterschied von den Verhältnissen, wie sie bei den Caementelliden bestehen, die Wandung der Zentralkapsel selbst, die den kleinen Kieselkörperchen als Unterlage dient (vgl. Textfigur 43, Seite 49).

Es ist nicht uninteressant, zu sehen, daß sich hinsichtlich des Skelettbaues ein eigenartiger Parallelismus der Erscheinungen ergibt, wenn man einerseits die Verhältnisse innerhalb der Familie der Atlanticelliden, andererseits den großen Kreis aller übrigen Tripyleen ins Auge faßt.

[1]) Vgl. A. Borgert **1911a** und **1913**.

Haben wir unter den letzteren Formen, die alle durch den Besitz eines mehr oder minder umfangreichen Kalymma ausgezeichnet sind, zunächst skelettlose Arten, ferner solche mit einem Fremdkörperskelett und endlich die große Mehrheit zu unterscheiden, die über selbsterzeugte Kieselbildungen verfügt, so sehen wir die gleichen drei Kategorien von Formen bei den kalymmalosen Atlanticelliden entwickelt.

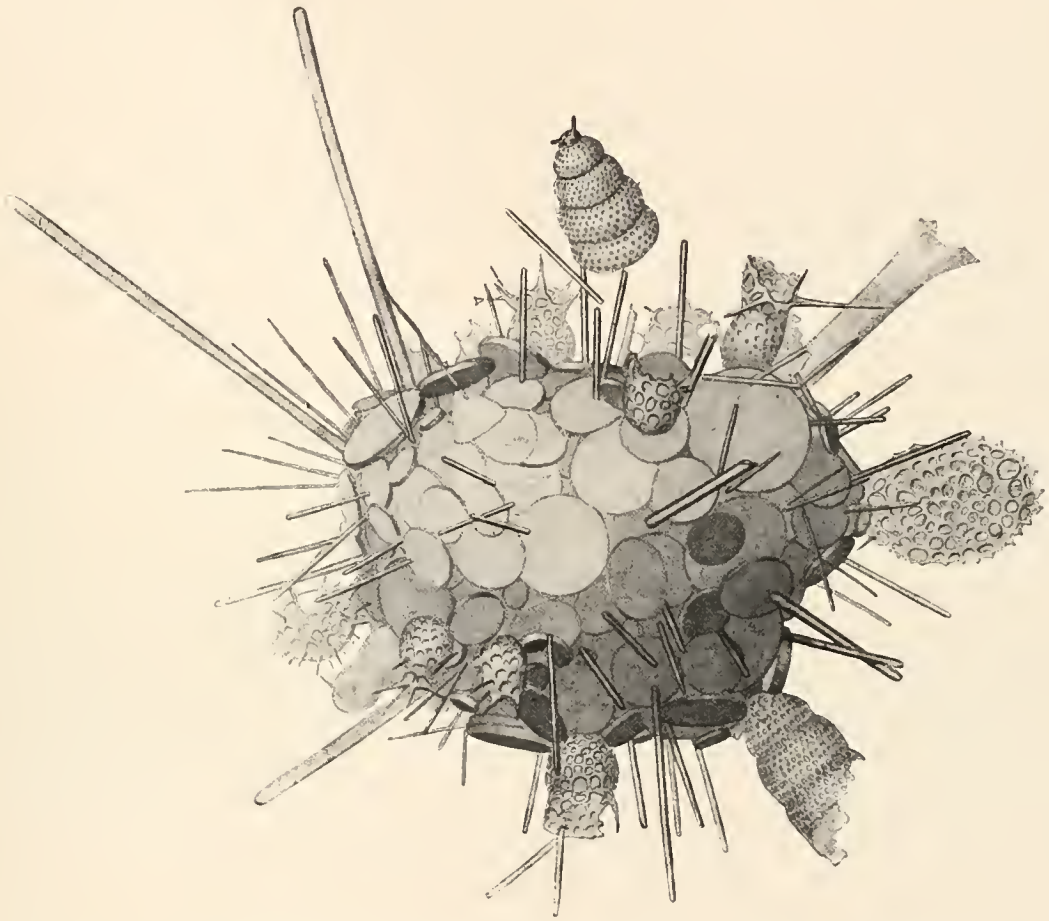


Fig. 41. *Caementella.* Fremdkörperhülle größtenteils aus Diatomeenschalen gebildet, dazwischen einzelne Radiolarienskelette. Die radiär gerichteten stabförmigeu Kieselgebilde sind ebenfalls Diatomeenpanzer. Original.

In den Arten der Gattungen *Lobocella* und *Cornucella* tritt uns der erste Fall entgegen. Das Genus *Miracella* repräsentiert die zweite Möglichkeit, während die Gattungen *Atlanticella* und *Halocella*[1]) der dritten Reihe entsprechen.

Fassen wir die mit einem Fremdkörperskelett versehenen Formen einmal in ihrer Gesamtheit ins Auge, so sind es zwei Fragen besonders, die sich dem Beobachter hinsichtlich der Natur der Caementelliden — und ebenso der Phaeodiniden — aufdrängen: in erster Linie die Frage,

[1]) Ob es sich bei gewissen skelettlosen Halocellen um besondere Arten oder um Stücke handelt, die zufällig ihre der Zentralkapsel nur lose angefügten Kieselteile eingebüßt hatten, ist noch nicht entschieden.

ob die Caementelliden eine besondere Gruppe von Formen darstellen, die nie eigene Skelettausscheidungen aufzuweisen haben, oder ob es sich bei ihnen nicht vielleicht nur um Jugendstadien anderer Tripyleenspezies handelt, die im Verlaufe der Weiterentwicklung in den Besitz selbsterzeugter Kieselbildungen gelangen. Mit dieser Frage werde ich mich bei Behandlung der Fortpflanzungsverhältnisse weiter unten in einem besonderen Kapitel beschäftigen.

Aber auch ein anderer Punkt noch bedarf der Klärung, die Frage nämlich, ob — mögen wir nun Jugendzustände oder voll ausgebildete Tripyleen vor uns haben — der Unterschied in der Zusammensetzung und dem Bau der Fremdkörperhülle in den einzelnen Fällen schon allein der Ausdruck einer verschiedenen Artzugehörigkeit ist.

Wie diese Dinge wohl zu beurteilen sind, soll im Folgenden erwogen werden. Es liegt nahe, dabei zunächst diejenigen Fremdkörper aufnehmenden Tripyleen ins Auge zu fassen, die durch Bildung eigener Skeletteile eine Feststellung der Spezies zulassen. Ich denke dabei in erster Linie an die *Aulokleptes*-Arten und andere Aulacanthiden, von denen hier zunächst die Rede sein mag.

Handelt es sich bei den vorerwähnten Fällen, bei Caementelliden usw., um die Aufnahme kleiner Kieselstückchen, die in mehr oder minder dichter Lagerung, aber immer in loser Anordnung, über die Körperoberfläche verteilt erscheinen, so machte uns Immermann (**1904**) in seinem Bericht über die Aulacanthiden der Plankton-Expedition mit einem andern Modus der Verwendung kieseliger Bildungen fremden Ursprungs bekannt, der bei Tripyleen-Arten mit im übrigen eigenen Skelettausscheidungen zu finden ist.

Bei gewissen Aulacanthidenformen, für die Immermann das neue Genus *Aulokleptes* begründete, beobachtete er, daß Diatomeenschalen verschiedener Gattungen die Grundlage der radiär gestellten Stacheln bilden. Die Diatomeenpanzer werden nach ihrer Aufnahme in den Körper des Radiolars von diesem mit Kieselsäure überkleidet, deren Masse eine deutliche Schichtenbildung erkennen läßt, und an ihrem äußeren Ende gestaltet sich der mehr und mehr in die Dicke wachsende Überzug zu Zacken oder Verästelungen aus, die oft bei demselben Individuum ein sehr ungleichartiges Aussehen zeigen. Textfigur 44 gibt das distale Ende eines Stachels von *Aulokleptes flosculus* Immermann wieder. Im Innern erkennt man deutlich die als Grundlage des Stachels dienende *Rhizosolenia*. Einen ähnlichen Fall führt uns Textfigur 45 vor Augen. Neben der genannten Diatomeengattung treten auch noch andere, wie *Thalassothrix* und *Synedra*, auf (vgl. Textfigur 46). Nicht immer bildet ein Einzelindividuum die Grundlage des Radialstachels, vielmehr wird die Stelle eines solchen zuweilen auch durch Teile von Ketten vertreten; in Textfigur 47 findet sich ein derartiger Fall dargestellt.

Außerdem aber bestehen auch die tangential gelagerten, bald in geringerer Menge vorhandenen, bald reichlicher anzutreffenden nadelartigen Gebilde bei den in Rede stehenden Aulacanthiden aus leeren Diatomeenschalen, die dazu in ihrer unveränderten, ursprünglichen Form Verwendung finden. Immermann (l. c., p. 22) führt eine ganze Reihe in dieser Weise verwerteter Diatomeenarten an, die sich auf die vorgenannten Gattungen verteilen.

V. Haecker (**1908**) konnte die Befunde von Immermann bestätigen und weiter noch feststellen, daß *Aulokleptes* gelegentlich auch die Kieselbildungen anderer Aulacanthiden als

Grundlage für den Bau seiner Radialstacheln benutzt, so die Radialstacheln von *Aulacantha* und *Aulographonium*. Wir sehen den ersteren Fall in Textfigur 48 wiedergegeben.

Haecker beobachtete ferner, daß gewisse Arten des Genus *Aulodendron* sich ähnlich wie *Aulokleptes* verhalten, nämlich *Aulodendron antarcticum* und *verticillatum*, die ebenfalls Diatomeengehäuse als Fremdkörperunterlage für die Stachelbildung verwenden. Ein schönes Beispiel solcher Art gibt Haecker in einer seiner Abbildungen, die uns einen Radialstachel von *Aulodendron verticillatum* mit einer Kette von *Corethron* in ihrem Innern zeigt (vgl. Textfigur 49).

Bei mehreren anderen Aulacanthiden findet nach Haecker eine einfache Einverleibung der Radialstacheln fremder Arten aus der gleichen Familie statt, ohne daß die Stacheln durch

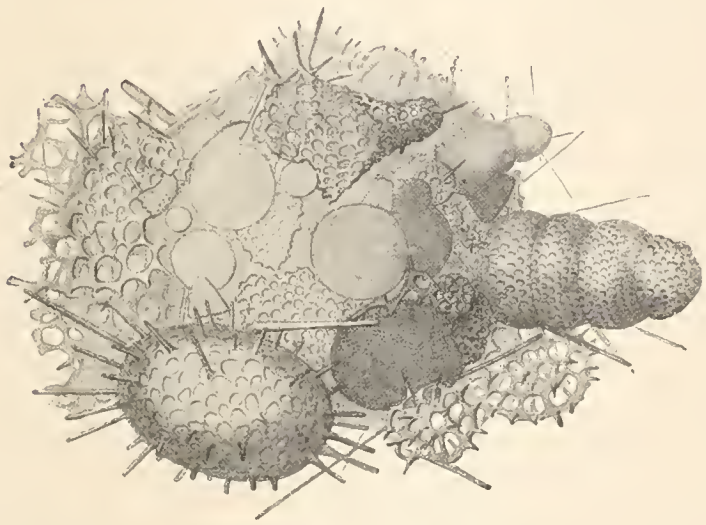


Fig. 42. *Caementella.*
In der Fremdkörperhülle überwiegen die Radiolarienskelette.
Original.

Fig. 43. *Miracella ovulum.* Totalbild. Original.

Umgebung mit neugebildeter Kieselsubstanz in ihrer Form verändert würden. Sie werden eben so, wie sie sind, in radiärer Lage dem eigenen Bestand an Radialstacheln eingereiht. Besonders oft finden in dieser Weise die Radialstacheln von *Aulacantha scolymantha* Verwendung. An Arten, die sich in der eben angegebenen Weise »mit fremden Federn schmücken«, sind vor allem *Aulographis pandora* und *Auloceros arborescens* zu nennen. Die letztgenannte Form scheint hinsichtlich der Natur der aufgenommenen Fremdkörper sich einen recht weiten Spielraum zu gestatten, denn Haecker fand bei ihr die Radialstacheln der verschiedensten Aulacanthidenarten, außerdem aber auch die Schalen der Diatomee *Rhizosolenia*. An Aulacanthidenarten werden in diesem Falle aufgeführt: *Aulacantha scolymantha typica* und *bathybia*, *Aulacantha spinosa*, *Aulacantha clavata*, *Aulacantha cannulata*, *Aulographis pandora*, *Aulokleptes flosculus pistillum* und *Aulokleptes ramosus*. Aus einer Abbildung V. Haeckers (l. c., Taf. X, Fig. 102) ersehe ich

ferner, daß die betreffende Spezies selbst die ganzen Skelette kleiner Tripyleen, so z. B. Challengeriden- und Porospathidengehäuse gelegentlich ihrem peripheren Weichkörper einverleibt.

Über die Art der Einfügung der artfremden Stacheln schreibt Haecker (l. c., p. 47) »man sieht die betreffenden Skelettstücke zwischen den *Auloceros*-Stacheln und in der gleichen Anordnung wie diese im Weichkörper stecken: das proximale Ende befindet sich innerhalb des Phaeodiums, die Richtung des Schaftes ist eine streng radiäre, und das distale Ende ragt beim konservierten, geschrumpften Tiere mehr oder weniger über die Oberfläche hervor. Nicht selten finden sich neben diesen radiär gerichteten Fremdstacheln auch einzelne, welche innerhalb der peripheren Weichkörperschichten eine tangentiale Lage einnehmen und wohl erst im Begriff stehen, dem Eigenskelett einverleibt zu werden.«

Wie aus dem bisher Gesagten zu entnehmen ist, lassen sich hinsichtlich der Art der Verwendung der Fremdkörper zwei verschiedene Modifikationen unterscheiden. In dem einen Falle handelt es sich um eine Einfügung der unveränderten Kieselgebilde fremder Herkunft in den betreffenden Tripyleenorganismus, bzw. um eine von letzterem vollzogene oberflächliche Auflagerung dieser Hartgebilde; auf der andern Seite sehen wir einen Einbau der fremden Kieselstücke in das Skelett der dieselben aufnehmenden Tripyleenform vor sich gehen, wobei der Fremdkörper mit neuer Kieselmasse umgeben wird und seine äußere Gestalt eine mehr oder minder weitgehende Veränderuug erfährt. Daß einfache Ein- oder Auflagerung und gleichzeitig mit Umkleidung durch neue Kieselsubstanz verbundener Einbau kieseliger Fremdkörper bei demselben Individuum anzutreffen ist, erwähnte ich schon, als ich von Immermanns Befunden über die Bildung der Skeletteile von *Aulokleptes* sprach.

Im Zusammenhange mit diesen bei Tripyleen gemachten Beobachtungen sei hier auf ähnliche Erscheinungen bei anderen Radiolarienformen hingewiesen, wo gelegentlich ebenfalls kieselige Fremdkörper direkt zum Aufbau des Skeletts Verwendung finden. So sah ich in einem Falle bei einer, *Spongodrymus elaphococcus* Haeckel sehr nahestehenden Art aus dem Mittelmeer mehrere Hütchen der Silicoflagellatenart *Dictyocha stapedia* Haeckel in das Maschenwerk der verzweigten, mit einander anastomosierenden Radialstacheln eingebaut. Ich habe diese Beobachtung bereits früher einmal erwähnt[1]) und weiter darüber bemerkt: »Die Stacheln der Dictyochide setzten sich hier in lange feine Fäden fort, die sich in größerer oder geringerer Entfernung von dem kleinen Gehäuse ganz so, wie die Ausläufer der *Spongodrymus*-Stacheln verzweigten.« Es handelt sich dabei also um eine Erscheinung, die sehr wohl mit den bei *Aulokleptes* festgestellten Vorgängen verglichen werden kann, wenngleich bei *Spongodrymus* die Einfügung der Dictyochidenpanzer in das Skelettgebilde der Radiolarienart nicht mit einer vollständigen Umhüllung der kleinen Gehäuse durch fremde Kieselsubstanz verbunden ist.

Ich kehre wieder zu den Tripyleen und zu der Frage zurück, inwieweit diese Radiolarien vielleicht eine Auswahl unter den sich darbietenden Kieselteilen treffen. Ich denke dabei zunächst an die *Aulokleptes*-Arten. Bezüglich der genannten Formen gibt Immermann (l. c., p. 22) an, daß »von diesen Aulacanthiden keine Auswahl bei der Aneignung der Fremdkörper getroffen wird« und daß »die Angehörigen von durchaus verschiedenen Diatomeenfamilien auf

[1]) Vgl. A. Borgert **1903**, p. 758, Anm. 1.

dem gleichen Weichkörper« gefunden werden. Auch durch V. Haeckers Untersuchungen (**1908**, p. 15 und 16) wissen wir, daß eine und dieselbe Spezies Kieselteile recht verschiedener Herkunft aufnehmen kann.

Was die Caementelliden betrifft, so ist es allerdings überraschend, zu sehen, wie einheitlich die Hülle vielfach gebaut ist, indem fast ausschließlich e i n e Fremdkörperart zur Verwendung gelangt, beispielsweise Dictyochenskelette. Wenn man neben einer solchen Caementellide

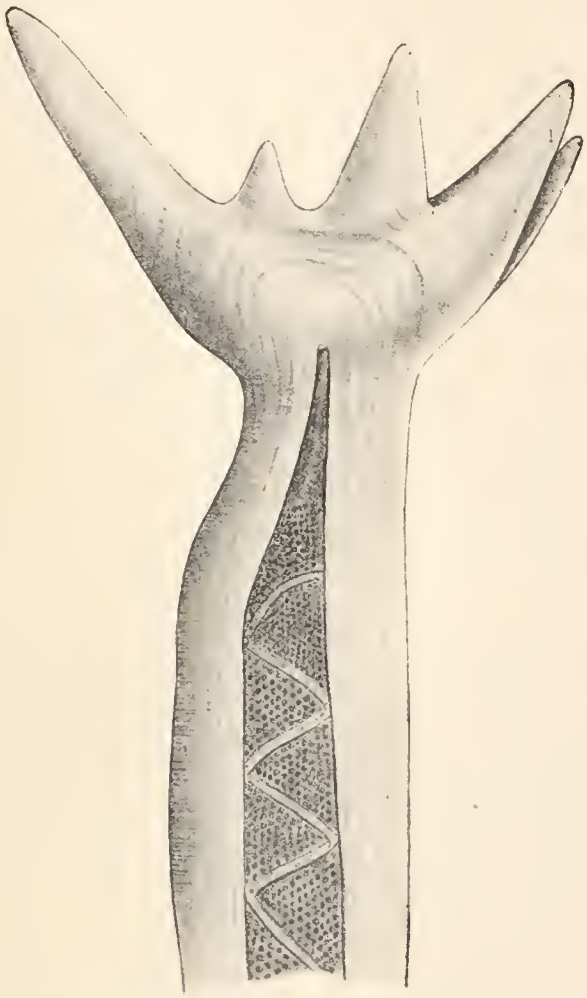


Fig. 44. Distales Stachelende von *Aulokleptes flosculus* Immermann mit Rhizosolenie im Innern. Nach Immermann.

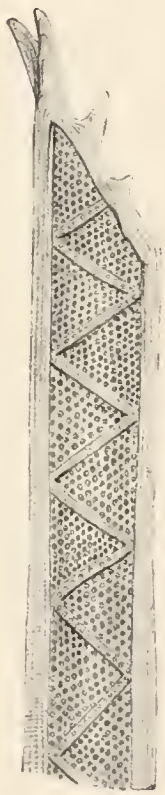


Fig. 45. *Aulokleptes*-Stachel mit einer abgebrochenen *Rhizosolenia* als Grundlage. Nach Immermann.

eine andere sieht, die ihren Panzer fast nur aus Diatomeenschalen oder Radiolarienskeletten gebaut hat, dürfte man zunächst geneigt sein, auf Grund der bestehenden Verschiedenheit des Aussehens auch eine solche der Artzugehörigkeit anzunehmen. Dennoch habe ich den Eindruck gewonnen, daß sich in der wechselnden Beschaffenheit der Bekleidung des Weichkörpers allein keineswegs schon spezifische Unterschiede aussprechen und daß eine Artunterscheidung verfehlt wäre, die sich lediglich auf die Natur und Gestaltung der Kieselteile gründen würde.

So habe ich denn trotz aller Mannigfaltigkeit der Panzerbildungen auf die Aufstellung einzelner Arten verzichtet und sämtliche von mir beobachteten Erscheinungsformen, wenigstens zunächst, unter einem Namen vereinigt. Welche Ursachen zu der bestehenden Vielgestaltigkeit beitragen mögen, habe ich schon an anderer Stelle[1]) erwogen und habe bei der Gelegenheit auch auf gewisse Unterschiede hingewiesen, die der Weichkörper erkennen läßt. Ich mußte aber unentschieden lassen, inwieweit es sich hierbei um Artverschiedenheit handelt oder ob nicht in der vorhandenen Mannigfaltigkeit vielleicht nur Differenzen des Alters und der Entwicklungsstufe zum Ausdruck kommen.

Anders scheinen nach Rhumbler (**1911**) die Dinge bei den ein Fremdkörperskelett sich bauenden Foraminiferen zu liegen; hier wählen die einzelnen Spezies sorgfältig aus unter den Bausteinen, die sie für ihre Hüllbildungen verwenden, »so daß man nur sehr selten verschiedenartige Fremdkörpermaterialien in der gleichen Schale neben einander antrifft«. Bei diesen Formen kommt vor allem auch noch die chemische Natur der Fremdkörper in Frage. Während sich die Caementelliden allen bisherigen Beobachtungen zufolge auf Kieselgebilde beschränken, sehen wir bei den Foraminiferen auch noch eine Auswahl erfolgen zwischen kieseligen, kalkigen und anderen Partikelchen. Hier »bevorzugt oder verwendet ausschließlich die eine Spezies Quarzkörnchen oder Kieselnadeln, die andere Kalkkrümel oder Kalknadeln; eine dritte baut ihre Gehäuse noch exklusiver nur aus kieseligen, eine vierte nur aus kalkigen Schwammnadeln auf u. dgl. m.«. Da gewisse Arten eine bestimmte Kategorie von Fremdkörpern brauchen, so werden die betreffenden Spezies in den Gegenden vermißt, wo das von ihnen verlangte Material fehlt.

Es erhebt sich nun die Frage, was veranlaßt diese Formen, speziell auch die in Rede stehenden Tripyleenarten zur Aufnahme der Fremdkörper? Offenbar handelt es sich bei der Bekleidung des Protoplasmaleibes mit Hartgebilden verschiedenen Ursprungs in erster Linie um die Beschaffung einer Schutz- oder Festigungsvorrichtung für die weiche Körpermasse.

Bei unseren Tripyleenformen, speziell den Caementelliden, sehen wir in der verschiedenen Anbringung der Kieselstücke auf der Körperoberfläche und auch bis zu einem gewissen Grade in ihrer »Auswahl« sich offenbar Anpassungserscheinungen aussprechen. Das notwendige Bestreben, die Schwebfähigkeit zu erhalten, wird immer von Einfluß auf die Ausgestaltung der Fremdkörperhülle sein. Bei einer zu starken Belastung des Körpers mit Kieselteilchen könnte außer durch Abstoßung besonders störender Stücke auch durch Aufnahme langgestreckter, leichter Stäbe oder Stacheln, die in radiär oder tangential von der Oberfläche abstehender Lage der Fremdkörperhülle eingefügt würden, das richtige Verhältnis wiederhergestellt werden.

Beispiele solcher Art bieten die beiden in Textfigur 39 und 41 abgebildeten Fälle dar. Die an die Stachelstellung der Aulacanthiden erinnernde radiäre Anordnung aller nicht flächigen und daher nicht gerade zur Bekleidung des Protoplasmakörpers verwendeten Kieselteile tritt außerordentlich deutlich bei der in Textfigur 41 dargestellten Caementellide zutage, während uns Textfigur 39 einen Fall vor Augen führt, in dem den langgestreckten Teilen eine tangentiale Lage

[1]) Vgl. A. Borgert **1909b**, p. 297 und 298.

gegeben wurde. Wo Dictyochidenpanzer zur Verwendung kommen, findet man sie, abgesehen von vereinzelten Stücken, die sich möglicherweise infolge von Verletzung bei der Fischerei oder bei der nachträglichen Behandlung anders orientiert zeigen, allgemein mit dem Basalring auf der Körperoberfläche der Caementellide ruhen. Es ist das gleichzeitig diejenige Lage, in der die Kieselstücke die größte, und daher zur Befestigung günstigste, Berührungsfläche darbieten. Auch bei *Miracella*, wo die Dictyochenhütchen die Oberfläche der Zentralkapselwandung bekleiden, sehen wir sie in gleicher Weise der Membran aufgelagert (s. Textfig. 43).

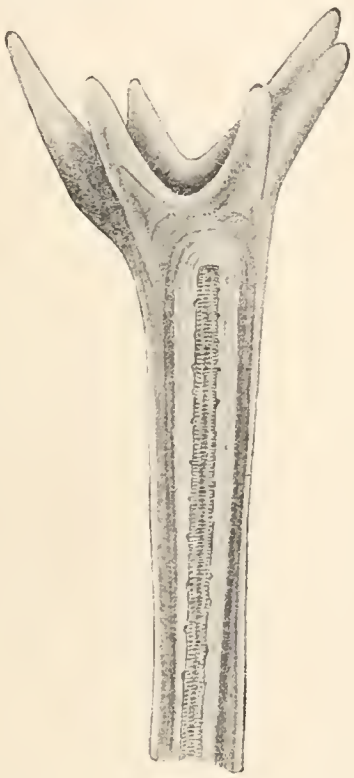


Fig. 46. Stachelende von *Aulokleptes flosculus* var. *inermis* Immermann. Im Innern des Stachels eine *Thalassothrix*. Nach Immermann.

Fig. 47. *Aulokleptes*-Stachel mit zwei zusammenhängenden Individuen von *Rhizosolenia styliformis* Brightwell als Grundlage. Das distale Ende der oberen Diatomee ist abgebrochen. Hier wie an der Berührungsstelle der beiden Individuen sieht man die Formbildung des Stachels durch die Grundlage deutlich beeinflußt. Nach Immermann.

Im Anschluß an diese Ausführungen möchte ich hier noch einen Gegenstand allgemeinerer Art ganz kurz berühren, nämlich die **Vorgänge bei der Entstehung der eigenen Kieselausscheidungen der Tripyleen.**

In den früheren Anschauungen über die Ausbildung des Radiolarienskelettes spielte die Vorstellung eine wichtige Rolle, daß die Abscheidung der Kieselbildungen sich als eine Art

von Kristallisationsvorgang darstelle. Ich weise dabei auf die Erörterungen Dreyers (**1892**, p. 21 u. 22) hin, der sich den Verlauf in der Weise vorstellen zu können glaubt, daß der Moment der Sättigung der Sarkode mit Kieselsäure den Augenblick bilde, wo das Skelett plötzlich zur Abscheidung gelange (»Lorikationsmoment« Haeckels) und daß durch diesen Prozeß einfach innerhalb der skeletogenen Schicht der Zustand des Sarkodegerüstes fixiert werde, wie ihn die Größe, Zahl und Anordnung der Alveolen bedingt.

Fig. 48. Distales Stachelende von *Aulokleptes flosculus*. Die innere Grundlage bildet ein Stachel von *Aulacantha scolymantha* Haeckel. Nach V. Haecker.

Die neueren Untersuchungen haben uns gezeigt, daß — wenigstens bei den tripyleen Radiolarien — der Entstehungsmodus ein anderer ist. Für die Tripyleen konnte ich zeigen, daß die **erste Anlage der Skeletteile eine häutige Bildung** ist, der eine nachträgliche Verkieselung erst die Starrheit und Festigkeit des fertigen Gebildes verleiht.

Die ersten Beobachtungen dieser Art hatte ich schon sehr bald nach Rückkehr der Plankton-Expedition (1891 oder 1892) gemacht, als ich das heimgebrachte Challengeridenmaterial durchmusterte. Bei den Challengeriden, bei denen das Skelett nicht aus einzelnen Teilen besteht, sondern ein einziges zusammenhängendes Stück darstellt, hatte ich feststellen können, daß die Entstehung des Gehäuses mit der Bildung einer membranösen Grundlage beginnt, die »einen ziemlich bedeutenden Grad von Elastizität besitzt und beim Eintrocknen collabiert«[1]). Jenen ersten Feststellungen folgte einige Jahre später dasjenige, was ich über die Bildung der Aulacanthiden-Stacheln feststellen konnte. Ich führte nach meinen Befunden an *Aulacantha* (**1900**, p. 258 und 259) aus, daß die Skeletteile zunächst als häutige Ausscheidungen des Protoplasmas angelegt werden, die dann später durch Einlagerung von Kieselsäure in diese Grundsubstanz den Zustand der fertigen Skelettbildungen erreichen. Zwischen völlig verkieselten, ganz starren Stacheln findet man oft genug andere, die sich vor jenen durch ihre hochgradige Elastizität auszeichnen, die, ohne zu zerbrechen, eine starke Biegung oder selbst Knickung ertragen und die nach Aufhören des Druckes wieder ihre gewöhnliche gerade Gestalt annehmen.

Diese Beobachtungen, die ergänzt wurden durch entsprechende Feststellungen bei anderen Familien, fanden ihre Bestätigung von seiten V. Haeckers (**1908**, p. 17 usw.). Durch die Untersuchung der Einzelvorgänge, wie sie als Mittel der Formbildung in Gestalt von Abscheidungs-, Wachstums-, Sprossungs- und Erhärtungsprozessen, in den Vorgängen bei der Einverleibung kieseliger Fremdkörper in den eigenen Skelettbau und in anderen Erscheinungen auftreten, suchte er ferner den Komplex der bei der Skelettbildung wirksamen Faktoren zu umgrenzen und das verwickelte Problem der Gestaltung des Radiolarienskelettes der Lösung näher zu bringen.

[1]) Diese früheste meiner einschlägigen Beobachtungen findet sich erwähnt in meinem Bericht über die Challengeriden der Plankton-Expedition (**1911**, p. 427, Anm. 1).

Inzwischen hatte auch Immermann (**1904**) sich mit der Frage der Skelettentstehung befaßt und gleichfalls gerade für die Radialstacheln der Aulacanthiden Näheres festzustellen versucht. Meine früheren Angaben über die erste Anlage dieser Gebilde scheinen ihm dabei entgangen zu sein, denn er bemerkt, daß Beobachtungen in dieser Hinsicht nicht vorliegen. Doch förderten die Untersuchungen Immermanns manches interessante Resultat zutage, vor allem den Nachweis der Fremdkörpergrundlage bei den Radialstacheln von *Aulokleptes*. Im Übrigen soll nach Immermann eine durch die Wirkung von Zugkräften in die Länge gestreckte Alveole den Ausgangspunkt für die Bildung des Stachels darstellen, während die Kieselsäure abscheidenden Pseudopodien im weiteren Verlaufe gestaltend tätig sind.

Haecker schließt sich der Immermannschen Auffassung insofern an, als er die Alveole als Ausgangspunkt anerkennt, doch weist er, im Gegensatz zu Immermann, darüber hinaus der Alveolenhaut selbst, bzw. den an ihr auftretenden Sprossungserscheinungen für die fernere Gestaltbildung die wichtigste Rolle zu. Haecker schildert auch, wie er sich auf Grund seiner Beobachtungen die Entstehung der Skelettgebilde bei den verschiedenen Familien im Einzelnen denkt, und, wenn auch seine Ausführungen viel Hypothetisches enthalten, so bieten sie doch wertvolle Fingerzeige dafür, in welcher Richtung man diesen Fragen weiterhin nachzugehen haben dürfte.

Bezüglich eines Punktes, der ebenfalls mit den Erscheinungen der Skelettbildung im Zusammenhange steht, möchte ich jedoch betonen, daß ich Haeckers Ansicht nicht teile. Es handelt sich um die Frage, ob der Tripyleenkörper **die Fähigkeit, feste Kieselsäure zu lösen,** besitzt.

Haecker spricht seine Ansicht mehrfach (l. c., p. 10, 18) dahin aus, daß er den Organismus der Tripyleen hierzu für befähigt hält. Demgegenüber scheinen mir meine Befunde in entgegengesetzter Richtung zu weisen. Schon in meiner Dictyochiden-Arbeit (**1891**, p. 659) berührte ich die Frage in diesem Sinne und kam zu dem gleichen Resultat im II. Teil meiner Untersuchungen über die Fortpflanzung der Tripyleen (**1909a**, p. 210 u. 211). Dabei führte ich aus, daß es mir sehr fraglich erscheint, ob ein Aufbau des Tripyleenskelettes aus der gelösten Substanz aufgenommener Kieselstückchen stattfinden kann. Ich halte es vielmehr für durchaus unwahrscheinlich, daß der Körper der Tripyleen imstande ist, feste Kieselsäure in Lösung zu bringen, mag es sich nun um eigene Ausscheidungen oder um von außen stammende Einlagerungen handeln. Nie fand ich bei Caementelliden die den Körper bedeckenden Dictyochengehäuse,

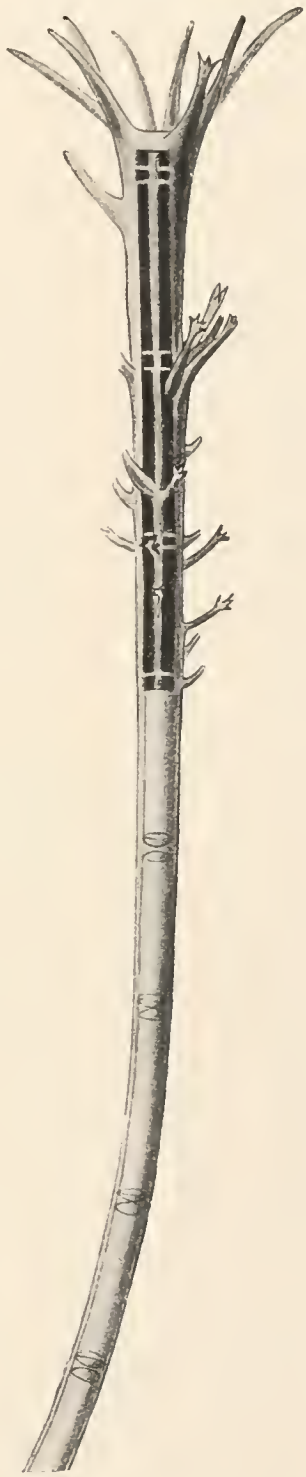


Fig. 49.
Distales Stachelende von *Aulodendron verticillatum* Haecker. Im Innern als Fremdkörpergrundlage eine Kette von *Corethron*. Die oberen Teile mit Luft gefüllt. Nach V. Haecker.

Diatomeenpanzer, Radiolarienskelette, oder was sonst an kieseligen Gebilden aufgenommen war, oberflächlich korrodiert oder mit anderen Anzeichen der beginnenden Zerstörung. Es ist mir auch unter der großen Menge von sonstigem Tripyleen-Material, das mir im Laufe der Jahre zu Gesicht gekommen ist, kein Fall begegnet, in dem ich an im Innern des Radiolarienleibes liegenden kieseligen Fremdkörpern Spuren der Auflösung hätte beobachten können. Ich sprach weiter oben schon von meiner Beobachtung an der zu den *Spumellaria* (Familie der *Astrosphaeridae*) gehörenden Radiolarie *Spongodrymus*, bei der ich Dictyochengehäuse direkt in das Skelett eingebaut fand. Obgleich die hütchenartigen Gebilde in ihrer Form für den Zweck gar nicht einmal sonderlich geeignet erscheinen, hatte eine Auflösung aber auch hier nicht stattgefunden. Ein anderes Beispiel liefert uns unter den Tripyleen die von Immermann (**1903**) aufgestellte Gattung *Aulokleptes*. Bei dieser werden die kieseligen Fremdkörper, die den Radialstacheln als Grundlage dienen, aufgenommen, wie sie sind; vorspringende Ecken werden nicht etwa abgeschmolzen. Eine auf solchem Wege erfolgende Adaptierung der oft recht kantigen und sperrigen Fremdkörper für den Einbau in die äußere Hüllbildung vermißt man gleichfalls bei den Caementelliden, obgleich man sie vielleicht erwarten könnte, wenn dem Körper die Fähigkeit eigen wäre, Kieselsäure zu lösen[1]).

* * *

Anhang.

Schwebevorrichtungen bei den Tripyleen.

Ein besonderes Interesse dürften endlich noch die Schwebeeinrichtungen der Tripyleen beanspruchen, die uns hier in mannigfaltiger Form, bald als Ausgestaltungen des Skeletts, bald als Differenzierungen des Weichkörpers entgegentreten oder auch ein Zusammenwirken dieser Arten von Bildungen erkennen lassen. Dabei sehen wir beide Möglichkeiten verwirklicht, die zur Erhöhung der Schwebfähigkeit führen: Verringerung des spezifischen Gewichtes und Vermehrung des Formwiderstandes. Wenngleich solchen Zwecken dienende Einrichtungen auch bei anderen Radiolarien in weitester Verbreitung vorkommen, so erreichen sie bei den Tripyleen doch zum Teil eine Höhe der Entwicklung, wie sie bei Einzelligen weiter kaum anzutreffen sein dürfte.

Von den Mitteln, die der Verringerung des spezifischen Gewichts dienen, ist zunächst die besondere Ausbildung der Skeletteile der Tripyleen zu erwähnen, die meist durch Dünnwandigkeit und eine reichliche Entwicklung von Hohlräumen ausgezeichnet sind. Unter den sonst bei Protozoen gelegentlich auftretenden, die Schwebfähigkeit erhöhenden Einrichtungen ist eine Ausscheidung von Gasbläschen bei den Tripyleen bisher nicht beobachtet worden und ebenso treten die in anderen Fällen eine gleiche Aufgabe erfüllenden Fett- und Ölkugeln ganz

[1]) Wenn ich in meinem Bericht über die Tuscaroriden der Plankton-Expedition (**1905**, p. 100), die gelegentlich vorkommende Streckung der Schale und Erhöhung der Stachelzahl unter gleichzeitiger Vermehrung der Zentralkapseln mit Haecker als Anzeichen bevorstehender Teilung deutete, so bin ich heute geneigt, solche Schalenformen als Mißbildungen anzusehen.

in den Hintergrund. Als das spezifische Gewicht herabsetzende Körpersubstanzen erscheinen hier im Wesentlichen nur die Körpergallerte und der Inhalt der Alveolen[1]).

Mit diesen Mitteln vereinigt finden wir aber nun jene, die den Formwiderstand im Wasser erhöhen, in reichster Ausgestaltung. Neben den in das umgebende Medium in dichter Menge ausstrahlenden Pseudopodien ist vor allem die oft große Zahl und starke Verlängerung der Skelettfortsätze zu erwähnen, die meistens als feinwandige Röhren ausgebildet und äußerlich vielfach noch mit mannigfaltig geformten Anhängen versehen sind. Dabei möchte ich auch noch

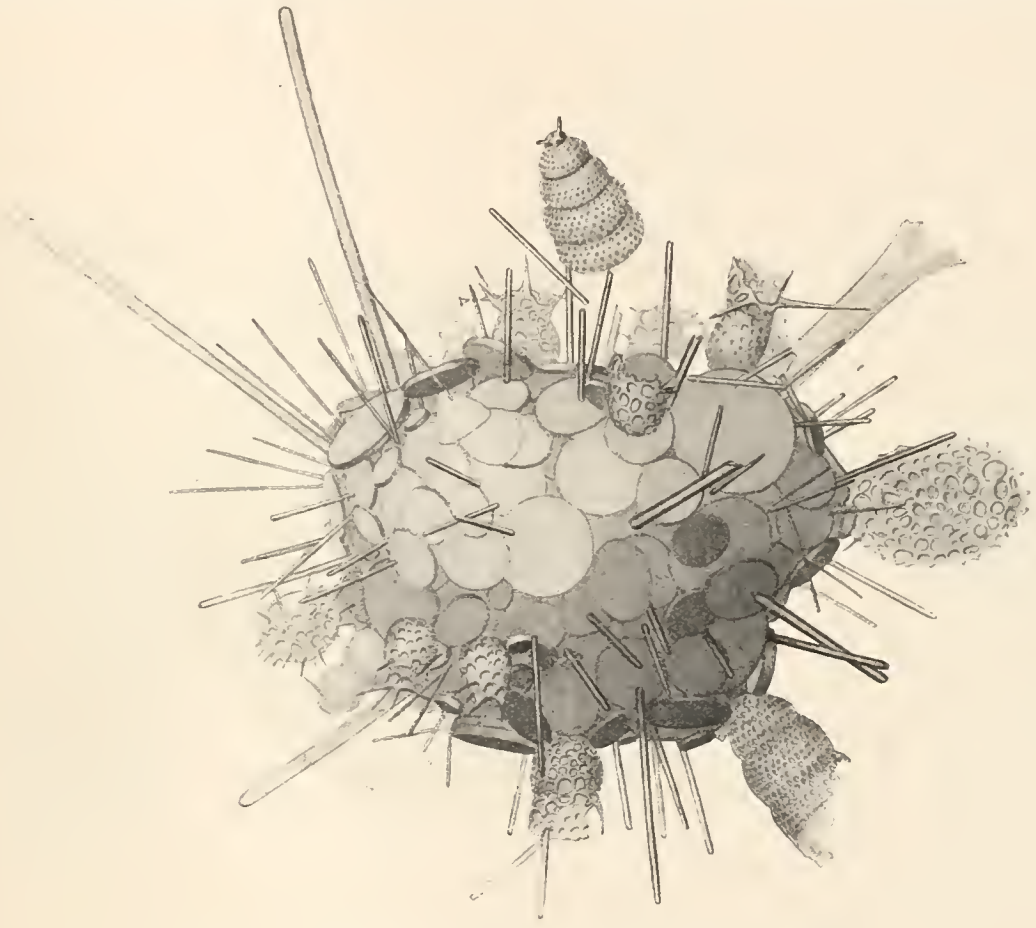


Fig. 50. *Caementella loricata* Borgert. Totalbild. Original.

einmal auf die mit einem Fremdkörperskelett ausgestatteten Caementelliden, insbesondere auf Formen, wie die in Textfigur 50 dargestellte *Caementella loricata* Borgert hinweisen, die mit ihren abstehenden, radiär angeordneten stachelähnlichen Kieselteilen (hier meist Diatomeenpanzer) an den Skelettypus erinnert, wie er den Aulacanthiden eigen ist. Bemerkenswert ist, daß diese radiäre Stellung sich selbst auf ganze Radiolariengehäuse erstreckt, wenn solche in die Fremdkörperhülle eingefügt sind. Allerdings sehen wir zum Unterschied von gewissen Fremdkörper verwertenden Aulacanthiden bei den Caementelliden diese Gebilde nur oberflächlich dem Protoplasmaleibe anhaften, nicht tief in das Innere des Tieres eindringen.

[1]) Vgl. hierzu die Untersuchungen von K. Brandt (**1895a** und **b**).

Hervorragend gut mit wirksam den Formwiderstand vergrößernden Schalenfortsätzen ausgestattet sind die langstacheligen Arten der Tuscaroriden, Circoporiden, Medusettiden sowie gewisse Coelographiden. Im Übrigen ist noch festzustellen, daß bei bestimmten Tripyleen die Schalenfortsätze einer und derselben Art in ihrer Länge erheblich schwanken. Ein solches Beispiel bietet *Euphysetta Lucani* Borgert (vgl. Medusettiden der Plankton-Expedition, Taf. XI, Fig. 4 und 5). Es ist anzunehmen, daß, ähnlich wie bei den Ceratien, so auch hier, sich in

Fig. 51. *Cornucella maya* Borgert.
Von den langen Körperfortsätzen ist nur der proximale Teil dargestellt.
Original.

der Längenverschiedenheit der stachelartigen Anhänge eine jeweilige Anpassung an die lokalen Verhältnisse des umgebenden Mediums ausspricht. Dieselbe Erklärung mag oft genug auch für die wechselnde Zusammensetzung und Anordnung der Fremdkörper an der Oberfläche des Caementellidenleibes Gültigkeit haben (vgl. weiter oben, Seite 52), wobei zu beachten ist, daß kleinere Formen mit ihrer relativ größeren Oberfläche unter sonst gleichen äußeren Verhältnissen weniger leistungsfähiger Schwebevorrichtungen bedürfen als größere.

Den bereits erwähnten Mitteln gesellen sich nun noch einige weitere hinzu, so wird in gewissen Fällen die Aufgabe, dem Radiolarienkörper das Schweben zu erleichtern, durch Ausbildung einer fallschirmartigen Spannhaut zwischen den langen Stacheln gelöst, wie das nach Haecker (**1908**, Taf. XXII, Fig. 180) beispielsweise für *Tuscarora nationalis* Borgert zutrifft.

Am eigenartigsten aber sind, zumal für Radiolarien, diejenigen die Schwebfähigkeit erhöhenden Einrichtungen, die in Gestalt von Schwimmblasen in die Erscheinung treten, sei

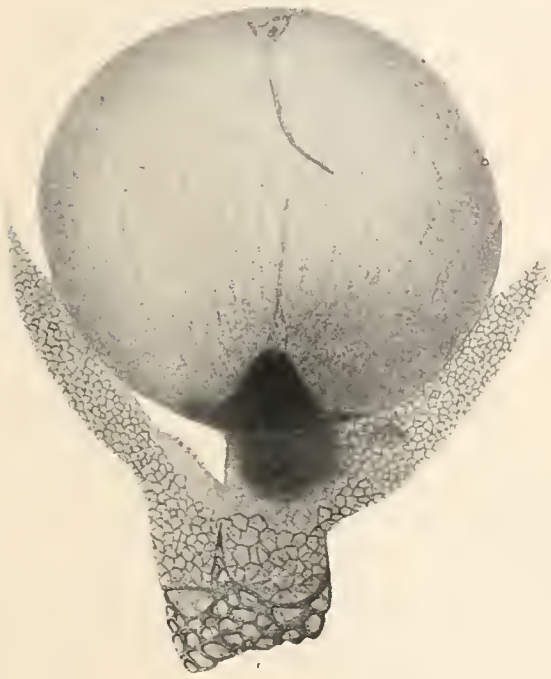


Fig. 52.
Halocella gemma Borgert. Totalbild. Originalzeichnung von Prof. K. Brandt.

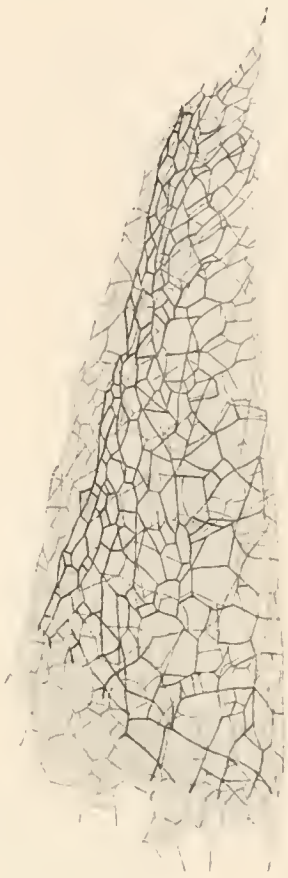


Fig. 53.
Die gleiche Art wie Fig. 52. Einer der seitlichen, die Zentralkapsel von der Oralseite umfassenden Fortsätze des Kieselskeletts, stärker vergrößert. Original.

Fig. 54.
Atlanticella craspedota Borgert Totalbild. Original.

es, daß sich ein bestimmter Teil des Körpers, die Zentralkapsel, in diesem Sinne umgestaltet zeigt, sei es, daß es sich hierbei um akzessorische Gebilde handelt. Unter den neuen Arten der Plankton-Expedition führen uns die Planktonetten, Nationaletten und Atlanticellen derartige Fälle vor Augen.

Dabei sehen wir die kieseligen Skelettbildungen vielfach gänzlich in Verlust geraten. So ist von den Atlanticelliden die größte Zahl der Spezies skelettlos. Die aufgetriebene Zentralkapsel mit ihren relativ geringen Mengen protoplasmatischen Inhalts und den gelegentlich

sehr langen Fortsätzen wird dadurch in ausgezeichneter Weise zum Schweben geeignet (vgl. Textfig. 51). Ist die betreffende Art jedoch mit Kieselteilen ausgestattet, so erscheinen diese als derartig reduzierte, durch den Besitz reichlicher Hohlräume erleichterte, einseitige Anhangsgebilde der Zentralkapsel, daß die Schwebfähigkeit durch sie kaum beeinträchtigt werden kann; vielleicht wirken sie nur in dem Sinne, daß sie den Körper in eine bestimmte Lage im Wasser bringen. So liegen die Dinge z. B. bei *Halocella gemma* Borgert (vgl. Textfigur 52 und 53), wo das Gerüst des Kieselskelettes zum größten Teile fein wie Spinnengewebe erscheint. Wo, wie bei den skelettführenden *Atlanticella*-Arten, der Kieselanhang aus einem zentralen, das Phaeodium enthaltenden dünnwandigen Klöppel und einer Anzahl von hohlen gekammerten Stacheln in seiner Umgebung besteht, läßt der ganze Bau ebenfalls deutlich die Zeichen größtmöglicher Leichtigkeit erkennen (vgl. Textfigur 54 und 55). Haben wir es endlich, wie bei *Miracella ovulum* Borgert (vgl. Textfigur 56), mit einem Fremdkörperskelett zu tun, bei dem die hohlen Kieselteilchen ringsum der Hülle der aufgetriebenen Zentralkapsel aufgelagert sind, so sehen wir jene Kieselgebilde doch an Masse und Gewicht derartig zurücktreten, daß sie für die große Blase sicherlich keine erhebliche Belastung darstellen.

Fig. 55.
Atlanticella planktonica Borgert. Kieselskelett; die Stacheln bis auf einen abgebrochen gezeichnet. Original.

Ähnlich wie bei den mit einseitig ausgebildeten Skeletteilen versehenen Atlanticelliden liegen die Verhältnisse für die *Nationaletta*-Arten, bei denen die große kugelige als Schwebevorrichtung funktionierende Zentralkapsel am oralen Pol eine verhältnismäßig lose angefügte »Außenschale« trägt (vgl. Textfigur 57). Auch hier ist durch Kammerung der hohlen Kieselbildungen neben der nötigen Festigkeit größtmögliche Leichtigkeit erreicht.

Wenden wir uns den *Planktonetta*-Arten endlich zu (vgl. Textfig. 58), so haben wir hier die Schwebevorrichtungen in größter Vollkommenheit vor uns. Schon die stark aufgetriebene, den Schalenhohlraum vollständig erfüllende Zentralkapsel mit ihren einseitig gelagerten intrakapsularen Protoplasmamassen bildet einen vorzüglichen Schwebapparat für den Körper. Hierzu kommen weitere Hilfsmittel in Gestalt der langen, hohlen

Fig. 56. *Miracella orulum* Borgert.
Totalbild. Original.

Fig. 57. Körper einer *Nationaletta*, in seine Bestandteile auseinandergelegt. Unten die Außenschale, die etwas nach vorn übergeneigt ist, so daß man in das Innere hineinsieht. In Anlehnung an eine Figur Haeckers.

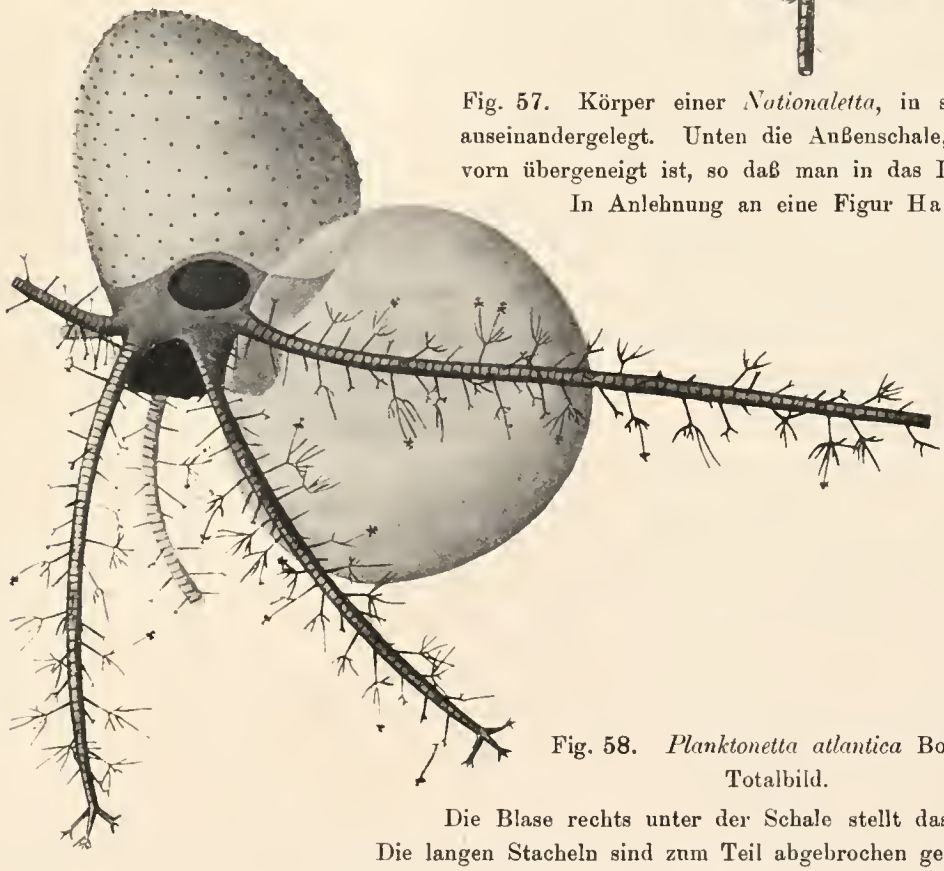


Fig. 58. *Planktonetta atlantica* Borgert.
Totalbild.
Die Blase rechts unter der Schale stellt das »Floß« dar.
Die langen Stacheln sind zum Teil abgebrochen gezeichnet. Original.

Schalenfortsätze, die — mögen sie nun vollkommen in die leichten Weichkörpermassen des Extracapsulariums eingebettet sein oder, wenigstens teilweise, frei in das umgebende Wasser hineinragen — auf jeden Fall dazu beitragen, durch Vergrößerung der Oberfläche und Vermehrung des Formwiderstandes die Schwebfähigkeit zu erhöhen. Was diese Formen aber in ganz besonderem Maße für ihre planktonische Lebensweise befähigt, das ist das höchst merkwürdige blasenähnliche »Floß«, das wie eine zweite, ausschließlich als Schwebapparat ausgestaltete kern- und protoplasmalose Zentralkapsel erscheint, in Wirklichkeit aber einen Teil des Skeletts darstellt, der durch feine Kieselfäden mit der Schalenoberfläche verbunden ist.

Über die Beschaffenheit des Inhaltes der erwähnten blasenartigen Schwebevorrichtungen ist noch nichts Näheres bekannt. Bei den aufgetriebenen Zentralkapseln dürfte es sich jedenfalls um Alveolenflüssigkeit handeln, die hier als räumlich überwiegender Bestandteil des Kapselinhalts erscheint. Von ähnlicher Beschaffenheit wird vermutlich auch der Inhalt der Floßbildungen sein. Eine Flüssigkeit stellt auch in diesem Falle das Füllmaterial dar, und bei der unverkennbaren Bedeutung dieser Differenzierungen, die ganz offensichtlich nur zur Erhöhung der Schwebfähigkeit dienen, werden wir jedenfalls mit einem dem Meerwasser gegenüber spezifisch leichteren Stoffe als Inhalt rechnen dürfen, wie er sich uns nach den Untersuchungen Brandts in der Alveolenflüssigkeit darbietet.

Werfen wir endlich noch einen Blick auf die Beziehungen, die zwischen der Ausgestaltung der Schwebevorrichtungen und der Beschaffenheit des umgebenden Mediums bestehen, so sehen wir unter den abgebildeten Caementelliden in der in Fig. 40 dargestellten Form eine Bewohnerin der Oberflächenschichten des Warmwassergebietes vor uns. Bei ihrer Kleinheit[1]) bedarf sie keiner besonderen Schwebapparate in Gestalt weit abstehender Stacheln; sie erscheint so, wie sie ist, ihrem Lebenselemente angepaßt. Im Gegensatz dazu zeigt uns Fig. 41 eine Riesenform[2]) aus beträchtlicherer Tiefe (2000—2200 m; Tiefentemperatur 3,8° C). Ihre bedeutendere Körpergröße steht in gutem Einklang mit ihrem Vorkommen in den dichteren und zäheren Tiefenschichten. Allerdings könnte es uns wohl überraschen, sie unter derartig günstigen, das Schweben erleichternden Bedingungen mit einem so reich entwickelten Besatz von Kieselfortsätzen an ihrer Oberfläche ausgestattet zu sehen, wenn wir nicht bei exquisiten Tiefenbewohnern, wie beispielsweise den durchgehends langstacheligen Tuscaroriden, eine ganz ähnliche Erscheinung vor uns hätten.

Weniger gut scheinen die beiden anderen weiter oben berührten Funde zu unsern Vorstellungen von den zwischen dem umgebenden Medium und der Körpergestaltung bestehenden Beziehungen zu passen. So zeigt Fig. 39 eine *Caementella* aus einer mittleren Tiefe (400 bis 600 m) des Sargasso-Gebietes, die, was geringe Körpergröße[3]) und reiche Ausbildung der Fremdkörperhülle betrifft, den Habitus einer ausgesprochenen Oberflächenart der warmen Meeresregionen aufweist, während umgekehrt die *Caementella* unserer Fig. 42, die in den oberen Wasserschichten des Kanarienstromes erbeutet wurde (0—200 m; Oberflächentemperatur 26,5° C), als große[4]), schwer gepanzerte, fast plump zu nennende Form uns eher den Typus einer Tiefenbewohnerin vor Augen führt.

[1]) Vergrößerung 500 fach. [2]) Vergrößerung 220 fach. [3]) Vergrößerung 500 fach. [4]) Vergrößerung 220 fach.

Ich habe hier ein paar Beispiele zusammengestellt, die, weil sie einer und derselben Gruppe von Formen entnommen sind, eine gute Vergleichsmöglichkeit darbieten. Sie deuten in der Richtung, daß unter den dem Organismus anhaftenden Eigenschaften Körpergröße und Ausgestaltung der Skelettbildungen (mit ihren eventuellen protoplasmatischen oder gallertigen Überzügen) für die Schwebfähigkeit nur innerhalb gewisser Grenzen Bedeutung haben, daß sie nur die eine Seite darstellen. Man wird gleichzeitig auch die Beschaffenheit des ganzen Weichkörpers in Betracht zu ziehen haben und man könnte vielleicht sogar daran denken, daß bei Formen, wie es die Caementelliden sind, deren Kieselpanzer nicht in gleicher Weise ein starres und festes Gebilde darstellt, wie bei der großen Mehrzahl der anderen Tripyleen, sondern die Möglichkeit der Einfügung oder Abstoßung einzelner Teile bietet, daß bei den Caementelliden im Zusammenhange mit den wechselnden Zuständen der Entwicklung, der Ernährung usw. die Hüllenbildung bei demselben Individuum unter gleichen äußeren Bedingungen größere Verschiedenheiten aufzuweisen vermag.

Es liegt nicht in meiner Absicht, hier die Mannigfaltigkeit der Gestaltung des Tripyleenskelettes bei den einzelnen Gruppen hinsichtlich ihrer Ausrüstung und Eignung für die pelagische Lebensweise einer Betrachtung zu unterziehen, nur mögen zum Schluß noch den Caementelliden als den einfachsten, mit individueller Anpassungsfähigkeit bezüglich ihrer Skelettbildungen ausgestatteten Formen die höchstdifferenzierten Arten gegenübergestellt sein, wie wir sie als Vertreter der Gattung *Planktonetta* kennen gelernt haben. Ihr zu größter Vollkommenheit entwickelter Schwebapparat befähigt sie zu ausgedehnter Verbreitung, und so sehen wir diese Formen nicht nur den äquatorialen und den diesen benachbarten Strömungsgebieten angehören, sondern wir treffen sie auch weiter polwärts: im Norden in der Irminger See, im Süden im antarktischen Gebiet.

Sollten wir die Planktonetten nach ihrer äußeren Erscheinung einer bestimmten Tiefenschicht zuzuteilen haben, so würden wir sie zweifellos als Oberflächenbewohner ansprechen. Welche Zusammenhänge dafür ausschlaggebend sind, daß diese und manche anderen nahe verwandten Formen, die alle den Eindruck erwecken, daß sie in besonderem Maße der Lebensweise in den dem Meeresspiegel nächstbenachbarten Regionen angepaßt sind, die tieferen Schichten bevorzugen[1]), darüber können wir nur Vermutungen äußern. Vielleicht suchen die genannten Organismen der direkten Bestrahlung und Erwärmung zu entgehen, vielleicht auch meiden sie die Schichten, in denen ihnen durch die Wellenbewegung Erschütterungen drohen. Für die Entscheidung der Frage, wie diese Formen ihre Höhenlage im Wasser regulieren, dürften wohl die schon erwähnten Untersuchungen Brandts einen Fingerzeig geben.

[1]) Bezüglich der Gattungen *Planktonetta* und *Nationaletta* vergleiche man meinen Bericht über die Verbreitung der Medusettiden (**1906b**, Tabelle, p. 175ff. sowie weiterhin p. 182 und 183); desgl. bei Haecker (**1908**, p. 311, 556, 557, 565). — Einschlägige Angaben über die Atlanticelliden-Arten enthält meine Bearbeitung dieser Familie (**1913**, p. 596ff.).

II. Die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien.

Über die Fortpflanzungsvorgänge bei den Tripyleen habe ich eingehende Untersuchungen angestellt, bei denen ich für eine der hierher gehörenden Arten die mannigfaltigen und im Einzelnen zum Teil komplizierten Vorgänge ziemlich restlos aufklären konnte. Über meine Resultate habe ich ganz kurz zunächst im Jahre 1896[1]), ausführlich dann aber in den Zoologischen Jahrbüchern (**1900**) und im Archiv für Protistenkunde (**1909a**) berichtet. Als Objekt für meine Studien diente mir vor allem *Aulacantha scolymantha* Haeckel, eine Art, die während der jenen Arbeiten in Neapel gewidmeten Zeit reichlich zur Verfügung stand, ja, oft in geradezu erstaunlichen Mengen den Golf bevölkerte. Außerdem wurde auch dasjenige berücksichtigt, was das Material der Plankton-Expedition, soweit es mir zur Bearbeitung vorlag, an Fortpflanzungsstadien darbot. Wenngleich im letzteren Falle die Ausbeute recht gering war, und es sich nur um vereinzelte Funde handelte, so waren diese immerhin als Ergänzung sehr willkommen. Sie zeigten vor allem, daß bei den Angehörigen anderer Tripyleenfamilien hinsichtlich der Fortpflanzung ein weitgehender Parallelismus zu den bei *Aulacantha* festgestellten Erscheinungen besteht. — Späterhin sind dann auch von anderen Autoren Beiträge auf diesem Gebiete geliefert worden. So hat V. Haecker in der von ihm bearbeiteten Tripyleenausbeute der »VALDIVIA« Individuen in verschiedenen Phasen der Entwicklung gefunden und daraufhin ergänzende Angaben, besonders über den feineren Bau des Kernes bei verschiedenen Formen, gemacht.

Ein seltenes Glück in der Auffindung interessanter Fortpflanzungszustände hat O. Schröder (**1913**) gehabt, der in dem Material der Deutschen Südpolar-Expedition nicht nur ein paar weit vorgeschrittene Stadien der Schwärmerbildung von *Aulokleptes* beobachtete, sondern dem auch bei den sonst so spröden Atlanticelliden die Entdeckung von Kernteilungszuständen gelang. Die der Mitose angehörenden sind für uns von besonderem Wert, denn sie erweisen aufs deutlichste die enge Zusammengehörigkeit, die zwischen diesen aberranten Formen und dem Gros der Tripyleen besteht.

Von vereinzelt gefundenen Fortpflanzungszuständen sei hier dann noch ein von Immermann (**1904**) nach einem Präparat von Brandt abgebildetes Exemplar von *Aulacantha* erwähnt. Das Bild zeigt das seit meinen Untersuchungen von 1896 bekannte Stadium der Schwärmerbildung mit der in zahlreiche Kügelchen zerfallenen Zentralkapsel.

[1]) Vgl. Literaturverzeichnis unter **1896a** und **b**.

Endlich beobachtete W. J. Schmidt (**1909**), der die Bearbeitung der Castanelliden der Plankton-Expedition übernommen hatte, eben diese zur Schwärmerbildung führende Entwicklungsphase auch bei *Castanidium*. Weitere seiner Funde betreffen die direkte Kernteilung bei Castanelliden und der Mitose angehörende Stadien, vor allem einen Fall der Äquatorialplattenbildung. Schmidt machte in seiner Arbeit auch auf die »überaus große Ähnlichkeit« aufmerksam, die die betreffenden Stadien mit den entsprechenden Entwicklungszuständen bei *Aulacantha* aufweisen.

Bevor ich auf die Fortpflanzungserscheinungen selbst näher eingehe, sei noch kurz der Befunde gedacht, die bis zum Jahre 1896 vorlagen.

Es handelt sich dabei zunächst um dasjenige, was Haeckel (**1862, 1887, 1888**) und Rich. Hertwig (**1879**) berichtet hatten. Nach den übereinstimmenden Angaben der genannten beiden Autoren besitzt der Kern der Tripyleen eine dünne Membran, die eine feinkörnige Grundmasse mit einer wechselnden Menge in dieselbe eingebetteter Nukleolen umschließt. Die Gestalt und Größe der Nukleolen wird als verschieden bezeichnet. In einzelnen Fällen sollen die Nukleolen Fortsätze an ihrer Oberfläche gezeigt haben, deren Vorhandensein durch die Annahme amöboider Bewegungen derselben erklärt wird. Weiter wird angegeben, daß gelegentlich der ganze Kern von einem zarten Maschenwerk durchzogen gefunden wurde, in dessen Knotenpunkten die Nukleolen lagen. Beiden Forschern sind ferner wiederholt Exemplare mit zwei Kernen oder zwei mehr oder minder vollständig getrennten Zentralkapseln begegnet, die von ihnen als Teilungsstadien gedeutet werden. Einzelheiten der Zweiteilungsvorgänge wurden nicht beobachtet, ebensowenig Stadien der Schwärmerbildung, deren Vorhandensein jedoch von beiden Forschern angenommen wird. Haeckel vermutet, daß hierbei die Nukleolen des Tripyleenkernes unmittelbar zu den Kernen der Gameten oder aber zu den Mutterkernen derselben werden.

Haeckel sowohl wie Hertwig waren für den Erfolg ihrer Forschungen dadurch engere Grenzen gezogen, daß beide sich auf die Untersuchung ihres Objekts in toto beschränkten.

Die ersten genaueren, an Schnittpräparaten gewonnenen Kenntnisse über den Bau des Kernes von *Aulacantha scolymantha* vermittelte uns Karawaiew (**1895** und **1896**), dem es auch schon gelang, ein paar Stadien der mitotischen Kernteilung bei dieser Art aufzufinden. Er schildert das für den ruhenden Kern charakteristische grob spongiöse Gerüstwerk sowie das allmähliche Feinerwerden der derben Chromatinstränge, das weiterhin zur Ausbildung der bekannten Fadenstruktur führt. Auch die Längsspaltung des Chromatinfadens beobachtete Karawaiew schon. Im Übrigen konnte er nur noch das Stadium der Tochterplatten untersuchen, wofür ihm ein einziges, zudem recht wenig gut konserviertes Exemplar zur Verfügung stand. Allerdings kamen ihm außerdem — ebenso wie bereits vorher R. Hertwig und Haeckel — auch Exemplare mit zwei vollständig ausgebildeten Kernen in derselben Zentralkapsel[1]), ferner Individuen mit in Teilung begriffener Zentralkapsel sowie endlich solche mit zwei oder mehr (bis vier) getrennten Zentralkapseln zu Gesicht.

* * *

[1]) Wenn Karawaiew diesen Entwicklungszustand als späteres Stadium der mitotischen Kernteilung ansieht, so befindet er sich, wie ich schon seinerzeit (**1909**, p. 179 und 180) bemerkte, im Irrtum.

Ich will nun im Folgenden an der Hand meiner Untersuchungen an *Aulacantha* über die durch die Mannigfaltigkeit der Erscheinungsformen, durch den besonderen Verlauf der Vorgänge wie durch das Auftreten neuer merkwürdiger Kernteilungstypen in gleichem Maße interessanten Fortpflanzungsverhältnisse der Tripyleen berichten. Dabei werde ich mich im Wesentlichen an meine früheren Darstellungen halten.

Manches, was in den Rahmen der speziellen Bearbeitung gehörte, wird allerdings hier ganz fehlen dürfen, so z. B. alle technischen Angaben; in anderen Fällen, wie in gewissen Detailschilderungen sowie allgemeineren Ausblicken und Vergleichen, glaubte ich gelegentlich größere Kürzungen vornehmen zu können, ohne den Zweck dieser Abhandlung zu beeinträchtigen, während ich andererseits, wo es mir erwünscht schien, Erweiterungen vorgenommen habe. Die Veranlassung zu derartigen näheren Ausführungen bot sich mir besonders dort, wo später veröffentlichte einschlägige Untersuchungen neue Fragen aufgeworfen hatten oder Unterschiede der Deutung und Auffassung eine Klarstellung erforderten. Vor Allem lag es auch in meinem Plan, in meiner Arbeit überhaupt alle neueren, an anderen Tripyleenarten gemachten Beobachtungen zu berücksichtigen, um ein möglichst vollkommenes Bild von dem Stande unserer Kenntnis der Fortpflanzungsverhältnisse bei den Tripyleen zu entwerfen.

Am Schlusse des ganzen Teiles werde ich in einem besonderen Kapitel die Erscheinung der fettigen Degeneration behandeln, über die ich seinerzeit Untersuchungen an *Aulacantha* angestellt habe.

* * *

Überblicken wir die Fortpflanzungsverhältnisse, wie sie die Untersuchungen an *Aulacantha* ergeben haben, in ihrer Gesamtheit, so sehen wir zunächst, daß nicht weniger als fünf Arten der Vermehrung von mir bei diesem Objekt festgestellt werden konnten, die alle durch das Verhalten des Kernes deutlich von einander unterschieden sind. Dabei besteht ein Generationswechsel, ein Alternieren ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzungsvorgänge.

Die vegetativen Prozesse der einfachen Teilung verlaufen unter einem vierfachen Bilde. Zu den Halbierungsvorgängen, bei denen die Kernvermehrung nach mitotischem oder amitotischem Typus vor sich geht, treten nämlich zwei weitere, die, auf verschiedenem Wege zum Ziele führend, hinsichtlich der am Kern sich abspielenden Prozesse ein Mittelding zwischen direkter und indirekter Kernteilung darstellen. Ich habe den einen Vorgang, für den die Bildung einer oberflächlich am Kern auftretenden und von dort in die Tiefe vordringenden Furche charakteristisch ist, kurz »Kernfurchung« genannt; im andern Falle spreche ich von einer Zweiteilung unter Bildung der »Manschettenform« des Kernes wegen der Ähnlichkeit, die der Kern in einem gewissen vorgeschrittenen Stadium mit einer Handmanschette hat. Danach würde sich folgende Zusammenstellung von Teilungsarten ergeben:

1. unter mitotischer Kernhalbierung,
2. unter den Erscheinungen der Kernfurchung,
3. unter Bildung der Manschettenform des Kernes,
4. unter direkter Teilung des Kernes.

Hierzu gesellen sich die Vorgänge der reproduktiven Fortpflanzung, wie sie uns in der Gametenbildung entgegentritt und die zur Entstehung geschlechtlich differenzierter Schwärmsporen führt. Mithin:

5. Fortpflanzung durch Gameten (Makro- und Mikrogameten).

Die einzelnen Fortpflanzungsarten sollen hier näher geschildert werden, wobei ich mit den Halbierungsvorgängen und unter diesen wiederum mit den unter mitotischer Teilung sich abspielenden Prozessen beginne.

Zweiteilung unter mitotischer Kernhalbierung.

Hierzu Tafel I, Tafel II, Tafel III, Tafel IV, Fig. 1—6.

So abweichend auch in gewissen Beziehungen die im Folgenden geschilderten Kernhalbierungsvorgänge von der »typischen« Mitose sind, so werden wir doch kein Bedenken tragen, sie dieser Kernteilungsart mit zuzurechnen. Die Längsspaltung der Chromosomen, die Bildung einer Äquatorialplatte und ihre Zerlegung in zwei Tochterplatten, aus denen sich nach ihrem Auseinanderweichen die Kerne der Tochterindividuen rekonstruieren, diese Erscheinungen, wie auch die Andeutung einer Kernspindel, dürfen wir ohne Weiteres als Merkmale der Mitose werten. Allerdings werden die ganzen Prozesse, die wir am Kern sich abspielen sehen, in ein besonderes Licht gerückt, sobald wir dem Gedanken Raum geben, daß der *Aulacantha*-Kern, und mehr oder minder allgemein der Kern der Tripyleen überhaupt, kein einfaches, eine geschlossene Einheit darstellendes Gebilde ist, sondern daß er zusammengesetzt ist aus einer Unmenge einzelner sekundärer Kernanlagen. Danach würde die Teilung des Kernes im vorliegenden Falle sich nicht als die Halbierung eines Einzelkernes darstellen, vielmehr als eine gleichzeitige Halbierung der im Primärkern vorgebildeten sekundären Kerne erscheinen.

Ich habe diese Gedankengänge bereits in den Schlußausführungen zum II. Teil meiner *Aulacantha*-Arbeit (**1909a**, p. 247ff.) entwickelt. Sie fallen in das Kapitel, das Hartmann (**1909**) mit Erfolg in seiner Theorie von den »polyenergiden« Kernen ausgebaut hat, wobei er auch auf die von mir bei *Aulacantha* festgestellten Verhältnisse (l. c., p. 483, 496ff.) Bezug nimmt.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß uns von diesem Standpunkte aus manche Erscheinungen bei den verschiedenen Prozessen der Kernvermehrung, wie ich sie für *Aulacantha* feststellen konnte, eher verständlich werden. Wenn ich für die hier zunächst behandelte Form der Kernhalbierung die Bezeichnung Mitose auf Grund des äußeren Bildes ohne Bedenken beibehalte, so wollte ich doch nicht unterlassen, auf diese theoretischen Erwägungen wenigstens kurz hingewiesen zu haben.

Auch einen andern Punkt möchte ich noch an dieser Stelle berühren. Es handelt sich um die Verschiedenheit der Auffassung, die hinsichtlich des Verhaltens der Chromosomen bei der Zerlegung der Äquatorialplatte in die Tochterplatten bei Haecker und mir besteht. Ich bin zu der von mir vertretenen Ansicht auf Grund der Untersuchung zahlreicher Teilungsstadien gelangt, unter denen viele sich befanden, die die wichtigen ersten Phasen des Vorganges zeigten. Trotzdem die Auffassung Haeckers zweifellos näher gelegen hätte, habe ich sie nicht zu

der meinen machen können, und ich glaube auch nicht, daß ein einzelner fortgeschrittenerer Entwicklungszustand, wie er uns in der von Haecker beobachteten, im Tochterplattenstadium befindlichen Castanelliden-Zentralkapsel vor Augen tritt, sicheren Aufschluß in dieser Frage geben kann. Außerdem bin ich geneigt, gewisse Einzelheiten jenes Bildes anders zu deuten, als Haecker es tut. Ich werde auf die Gründe, die mir bei meiner Deutung der Befunde an *Aulacantha* zur Seite stehen, weiter unten zurückkommen. Leider haben wir ja in den Tripyleen ein besonders sprödes Material vor uns, das selbst bei reichen Fängen gewisse Entwicklungsstadien nur vereinzelt darbietet. So ist die Hoffnung, daß von der einen oder andern Seite demnächst die nicht ganz unwesentliche Frage wieder berührt und endgültig geklärt wird, wohl gering.

Kern und Endoplasma.

Über den Kern und das Endoplasma der Tripyleen habe ich im I. Abschnitt der vorliegenden Arbeit Angaben gemacht, die sich im Wesentlichen auf die äußere Erscheinung dieser Teile bezogen. Sobald wir nun an die Fragen der Fortpflanzung herantreten, werden wir uns mit der feineren Struktur des Kernes und dem Verhalten des umgebenden Zentralkapselplasmas im Einzelnen näher zu beschäftigen haben.

Struktur des ruhenden Kernes.

Die Struktur des ruhenden Kernes ist innerhalb der Gruppe der Tripyleen keineswegs überall die gleiche. Werfen wir zunächst einen Blick auf die bei *Aulacantha* bestehenden Verhältnisse (vgl. Taf. I, Fig. 1 ; Taf. II, Fig. 8), so sehen wir hier das Chromatin ein den Kernraum durchsetzendes grob spongiöses Gerüst bilden, das eine dichter gelagerte zentrale Masse von unregelmäßig begrenzter, rundlicher Form umschließt (binnenkörperartiger Amphinucleolus bei Doflein). Das Maschenwerk im Umkreis der zentralen Partie zeigt eine mehr oder minder deutlich hervortretende radiäre Anordnung seiner Teile, eine Besonderheit, auf die die Haeckersche Bezeichnung »Radstruktur« Bezug nimmt. Das Chromatingerüst besteht aus dickeren und dünneren Strängen und enthält in seinen Knotenpunkten oft größere verästelte Klumpen. An der Peripherie laufen die Stränge in unregelmäßige Verzweigungen aus. So kommt es, daß man auf Schnitten die äußere Partie des Kernes mit zahlreichen isolierten Teilchen erfüllt findet. Allerdings ist es nicht nötig, anzunehmen, daß alle diese größeren und kleineren Massen die durch das Mikrotommesser abgetrennten Ausläufer jener Züge sind, vielmehr mögen auch manche derselben schon von vornherein außer Zusammenhang mit der Hauptmasse gewesen sein.

Die chromatische Substanz bietet meistens das Bild zusammenhängender, dichter, homogen erscheinender Massen mit fast ganz glatten Rändern dar, doch bemerkt man außerdem überall noch kleine Partikelchen und Bröckchen, die sich gewöhnlich besonders zahlreich in dem zentralen Teil des Kernes vorfinden.

Eigentliche Nukleolen sind nicht vorhanden, dagegen finden sich zwischen den Chromatinsträngen stets noch Kügelchen und Fasern aus anderer Substanz, die sich mit den gebräuchlichen Kernfärbemitteln nur ganz schwach oder gar nicht tingieren. Was ihre stoffliche

Beschaffenheit betrifft, so wird es sich dabei einerseits um Teile des Liningerüstes handeln, die nicht mit Chromatin überkleidet sind, andererseits wahrscheinlich um Paranuclein[1]). Ich werde auf diese Kernsubstanzen weiter unten noch zurückzukommen haben.

Eine Kernmembran, die als zartes, sich nicht färbendes Häutchen stets deutlich nachweisbar ist, grenzt den Kernraum gegen das umgebende Endoplasma ab.

Der strahlige Kernbau ist keineswegs eine spezifische Eigentümlichkeit von *Aulacantha scolymantha*, vielmehr besitzt er bei den Tripyleen eine weitere Verbreitung, so findet er sich nach Haecker unter den Aulacanthiden auch bei *Aulospathis* und *Aulographis pandora,* ferner bei Conchariden *(Conchopsis)* sowie bei Challengeriden. Außerdem wies Haecker einen ähnlichen Kernbau bei Aulosphaeriden *(Auloscena, Aulatractus)* nach und ich selbst traf ihn bei Caementelliden an (siehe Textfigur 59).

Einen zweiten unter den Tripyleen weit verbreiteten Typus stellt der Kern mit »Schollen- und Strangstruktur« dar, eine Bezeichnung, die Haecker für diejenigen Fälle anwendet, wo die Chromatinmassen in Gestalt von Brocken, Körnern und Strängen das Kerninnere erfüllen. Haecker führt als Beispiel die Astracanthiden, Sagosphaeriden, Castanelliden, Circoporiden sowie die großen Medusettiden an. Nicht immer ist die Verteilung der Massen eine regelmäßige, sondern die Chromatinkörnchen sind, wie Schmidt (**1909**) für den Castanellidenkern bereits bemerkt, oft in Nestern zusammengelagert. Derartige Kernstrukturen finden wir auch ähnlich bei den Atlanticelliden. Ich verweise in dieser Beziehung auf Textfigur 60.

Vorbereitende Phasen.

Die ersten Anzeichen der bevorstehenden Teilung treten bei *Aulacantha* in einem Feinerwerden des Chromatingerüstes zutage. An Stelle der dicken, verhältnismäßig nicht sehr reichlich vorhandenen Stränge werden in größerer Zahl dünnere Züge sichtbar, die jedoch gleichfalls die radiäre Anordnung weiterhin bewahren. Auch in dem zentralen Teil des Kernes wird die Verteilung der Chromatinmassen eine feinere (Taf. I, Fig. 2). Das Chromatingerüst geht damit aus dem grob spongiösen in den fein spongiösen Zustand über. Der Vorgang der Verdichtung und Verfeinerung des Maschenwerks schreitet allmählich immer weiter fort und führt dahin, daß zunächst in den peripheren Partien des Kernes das Chromatingerüst Fadenstruktur anzunehmen beginnt (Taf. I, Fig. 3). Im weiteren Verlaufe beobachtet man, wie diese Umwandlung auch mehr im Innern Platz greift, wobei anfangs noch in den Knotenpunkten sich eine größere Anzahl reich verzweigter Klumpen erhalten zeigt (Taf. I, Fig. 4)[2]), bis schließlich der letzte Rest des spongiösen Maschenwerkes verschwunden und an Stelle desselben allgemein die Fadenstruktur getreten ist (Taf. I, Fig. 5).

Bis dahin zeigt sich der strahlige Bau des Kernes erhalten, dann verschwindet jedoch die radiäre Anordnung der chromatischen Substanz, der Kern tritt damit in das typische Knäuelstadium ein, das uns das Fadenwerk wirr durcheinander geschlungen zeigt (Taf. I, Fig. 6).

[1]) Vgl. auch Schmidt **1909**, p. 259.

[2]) Einen entsprechenden Kernzustand beobachtete Haecker bei *Aulographis stellata* (vgl. seine Textfigur 3, p. 22).

Daß der Knäuel bei *Aulacantha* aus einem einzigen zusammenhängenden langen Faden bestehen sollte, halte ich für sehr unwahrscheinlich, vielmehr glaube ich, daß gleich von Anfang an eine Anzahl von Abschnitten vorhanden ist. Eine vollkommen sichere Entscheidung ist allerdings bei der großen Dichtigkeit und dem Ineinandergreifen der Windungen nicht leicht möglich.

Zum Unterschied von dem voraufgegangenen Stadium hat jetzt der Faden auch noch merklich an Dicke zugenommen. Betrachtet man ihn genauer, so bemerkt man, daß das Chromatin nur den äußeren Teil des Fadens, nämlich einen dichten Überzug an seiner Oberfläche bildet, der nicht auf der ganzen Strecke zusammenhängt, sondern in größeren und kleineren Abständen zahlreiche Unterbrechungen von wechselnder, bisweilen nicht unbedeutender, Länge aufweist, an denen der innere Strang frei zutage liegt. Nicht immer, aber gelegentlich

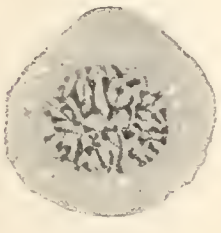


Fig. 59.
Strahlig gebauter Kern von *Caementella*.
Original.

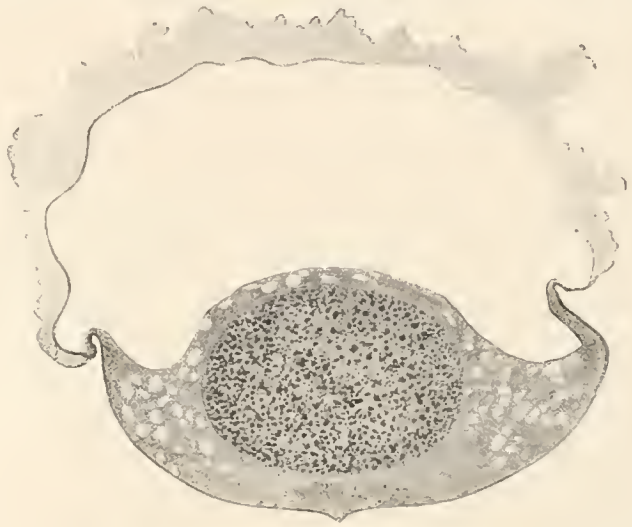


Fig. 60. *Cornucella maya* Borgert.
Die Chromatinbröckchen in Nestern zusammengelagert.
Original.

recht deutlich, kann man erkennen, daß das Chromatin des Fadens einzelne, wie die Perlen einer Perlschnur aneinander gereihte Kügelchen bildet. Die den Faden im Innern durchziehende Substanz halte ich für Linin[1]).

Erwähnen muß ich übrigens noch, daß der Kern nicht durch und durch den gleichen Bau besitzt. Wie in den früheren Phasen zeigt er auch noch in diesem Stadium die Eigentümlichkeit, daß seine zentralen Partien durch eine feinere Verteilung der Massen ausgezeichnet sind. Ebenso ist zu bemerken, daß nicht der gesamte Vorrat von Linin und Chromatin zur Fadenbildung aufgebraucht ist, sondern, daß sich überall zwischen dem Fadengewirr diese Substanzen auch noch in Gestalt zahlreicher Klümpchen und Bröckchen zerstreut finden.

Außer letzteren bemerkt man ferner Mengen minimaler Kügelchen, die, zu größeren oder kleineren, bald unregelmäßig gestalteten, bald wurstförmig gestreckten Haufen vereinigt, um einen Lininfaden herumgelagert sind.

[1]) Über die färberischen Eigenschaften dieser Substanz vgl. A. Borgert **1900**, p. 216.

Diese Kügelchen treten hier keineswegs neu auf, sondern sie lassen sich schon bei den vorhergehenden Stadien nachweisen, wo man ihr Vorhandensein bis zum ruhenden Kern zurückverfolgen kann. Wahrscheinlich stellen sie Ansammlungen von Paranuclein dar. In den bei schwächerer Vergrößerung dargestellten Schnitten konnten sie ihrer geringen Größe wegen nicht gut angegeben werden. Ich verweise deswegen auf meine Abbildung derselben in einer Detailzeichnung (Textfigur 61) sowie auch gleichzeitig auf meine näheren Mitteilungen über ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber (l. c., p. 217[1]).

Auch Haecker fand derartige »traubenförmige Häufchen von schwach färbbaren Tröpfchen« in Tripyleenkernen vor. Er meint, daß es sich hierbei um Reservestoffe, vielleicht um Fettträubchen, handle. Demgegenüber weist jedoch Schmidt schon (l. c., p. 259) darauf hin, daß diese Gebilde, die er bei Castanelliden »in rundlichen, strangartigen oder unregelmäßigen Haufen . . . meist gleichmäßig im ganzen Kern verteilt« sah, durch osmiumhaltige Gemische nicht geschwärzt und durch Alkohol, Xylol, Benzol nicht sichtlich verändert werden, so daß sie nicht wohl aus Fett bestehen können. Schmidt schließt sich vielmehr unter ausführlicher Begründung seines Standpunktes der von mir gegebenen Deutung dieser Gebilde als Paranucleinkügelchen an, die die Stelle der fehlenden Nukleolen vertreten.

Das Stadium des einfachen Knäuels ist bei *Aulacantha* offenbar von sehr kurzer Dauer, denn ich habe nur ganz vereinzelte Exemplare in dieser Phase gefunden; fast immer ließ der Chromatinfaden schon eine deutliche Längsspaltung erkennen, ja, ich bin nicht einmal ganz sicher, ob nicht überhaupt bei dem Übergang in das Knäuelstadium die Spaltung des Fadens bereits angelegt wird[2]). Selbst an den frühesten derartigen Kernzuständen glaube ich eine schwache Andeutung hiervon schon wahrgenommen zu haben. Allerdings wird man sich vor einem leicht möglichen Irrtum hüten müssen, indem nämlich das durchscheinende helle Linin wohl einen schmalen Spalt vortäuschen kann.

Außer der Längsspaltung vollzieht sich an dem Chromatinfaden aber noch ein zweiter Prozeß: es treten an ihm zahlreiche Einschnürungen auf und dadurch, daß die Massen sich in den einzelnen Abschnitten mehr und mehr konzentrieren, bilden sich eine große Menge kürzerer und dickerer, nur durch eine dünne Lininverbindung mit einander im Zusammenhang bleibender Segmente aus, an denen mit großer Deutlichkeit die Zusammensetzung aus zwei parallel dicht nebeneinander her verlaufenden Fadenenden, den Tochterchromosomen, zu erkennen ist (Taf. I, Fig. 7; Detailbild Textfigur 62 u. 62a). Damit ist das Stadium des segmentierten Knäuels erreicht. Inzwischen, und zwar seit Ausbildung des Fadenknäuels, hat der Kern und mit ihm in entsprechendem Verhältnis die ganze Zentralkapsel, eine nicht unbedeutende Größenzunahme erfahren, so daß man beim Durchsehen konservierten Aulacanthenmaterials durch die bestehenden Größenunterschiede es leicht hat, die in Rede stehenden Kernstadien unter anderen herauszufinden.

Nach Ablauf der geschilderten Vorgänge bietet der Kern ein von den vorhergehenden Stadien nicht unwesentlich verschiedenes Aussehen dar. Vor allen Dingen erscheint er infolge

[1]) Siehe ferner bei Schmidt **1909**, Taf. 18, Fig. 9 *(Castanidium moseleyi)*.

[2]) Nach Lundegård (**1910**, p. 188) sollen bei *Allium* wie auch bei *Vicia* die Spiremfäden von Anfang an doppelt oder gespalten angelegt werden. Vgl. hierzu auch Meves (**1908**, p. 618).

der starken Konzentrierung der Chromatinmassen sehr locker und durchsichtig. Außerdem bemerkt man aber auch noch, daß die in allen vorhergehenden Phasen durch ein feineres Gefüge ausgezeichnete Kernmitte sich in keiner Weise mehr von den übrigen Partien des Kernes unterscheidet, sondern daß überall die gleiche Struktur besteht (vgl. Taf. I, Fig. 7).

Die Chromatinabschnitte sind keineswegs alle von der gleichen Länge und Beschaffenheit, vielmehr besitzt ein Teil das Aussehen ziemlich langer einheitlicher Fäden, andere zeigen eine größere oder geringere Anzahl von Unterbrechungen, so daß sie aus einer doppelten Reihe von bald mehr rundlichen, bald mehr gestreckten, paarweis immer gleichen, Gliedern bestehen, zwischen denen der sie durchziehende Lininfaden bloß liegt; wieder andere erscheinen als kurze paarige Stäbchen, oder sie bilden ringförmige Figuren. Dazwischen finden sich noch zahlreiche Teilchen von wechselnder Größe und Form. Hin und wieder sieht man auch Abschnitte des gespaltenen Lininfadens von bisweilen recht bedeutender Länge ohne jede Chromatin-

Fig. 61.
Knäuelstadium. Zwischen den Chromatinfäden an einer Stelle (unten rechts) eine strangförmige Ansammlung von Paranucleinkügelchen. Original.

Fig. 62.
Chromosomen in Längsspaltung. Original.

Fig. 62a.
In Spaltung begriffener Chromatinfaden, von der Fläche und im Querschnitt gesehen. Stärker vergrößert. Original.

bekleidung und regelmäßig außer diesen Kernbestandteilen, in manchen Kernen spärlicher, in anderen sehr reichlich, die rundlichen oder gestreckten Haufen der kleinen Paranucleinkügelchen (vgl. Textfig. 62).

Karawaiew konnte an seinen Schnittserien, wie er sagt, nicht entscheiden, »ob bei *Aulacantha* ein einziger Chromatinfaden vorhanden ist, oder eine Anzahl derselben, von welchen dann jeder ein Chromosom oder Kernsegment darstellen möchte«; er rechnet also mit der Möglichkeit, daß die in den Präparaten sichtbaren vielen Fadenenden nur die durch das Mikrotommesser von einander getrennten Stücke eines oder vielleicht auch mehrerer langer Segmente repräsentieren, während tatsächlich die Menge der Chromosomen eine außerordentlich große und ihre Länge nur eine verhältnismäßig geringe ist. Daß letztere Deutung die richtige ist, geht aus dem Umstande hervor, daß man die Enden der einzelnen Chromatinabschnitte in ganz bestimmter Weise abgerundet und vor allen Dingen durch zarte Lininfäden mit einander verbunden sieht, mithin die Schnittwirkung für ihre Entstehung garnicht in Frage kommen kann.

Diese Einzelheiten der Kernstruktur sind Karawaiew entgangen und können bei der von ihm angewandten Fixierungsmethode auch nur schwer wahrgenommen werden.

Dagegen danken wir Karawaiew die Beobachtung gewisser eigentümlicher Bildungen, die von einem bestimmten Entwicklungsstadium an im Endoplasma, und zwar in Alveolen desselben eingelagert, auftreten. Diese Alveoleneinschlüsse, die nicht verwechselt werden dürfen mit den am gleichen Orte sich findenden, aber längst bekannten »Fettkörnchen«, sind kugelige oder länglich runde, bläschenartige Gebilde von meist 2,5—3,5 μ Durchmesser, die von einer deutlichen Membran umschlossen sind und bald vereinzelt, oder doch nur in geringer Zahl, bald in gedrängten, den ganzen Hohlraum der Alveole erfüllenden Massen angetroffen werden. Nicht selten sieht man größere Ansammlungen, die durch die Vereinigung mehrerer Alveolen entstanden sind, wobei die Tendenz einer Anhäufung der Bläschen in der oralen Hälfte der Zentralkapsel zutage tritt.

Bei geeigneter Vorbehandlung des Materials erkennt man, daß diese starken Schrumpfungen unterworfenen und schwer färbbaren Einschlüsse in ihrem Innern einen um einen Schatten dunkler erscheinenden kleinen runden Körper umhüllen, dessen Nachweis Karawaiew nicht gelungen ist. Gelegentlich kann man innerhalb der letzteren Bildung noch wieder ein dunkleres Kügelchen unterscheiden. In späteren Stadien sieht man die lockerer liegenden Bläschen bald einzeln, bald zu zweien oder dreien wieder von einer gemeinsamen Membran umschlossen. Diese größeren Blasen berühren sich und bilden so eine wabige Masse, wie ich sie mit ihren Einschlüssen in Textfigur 63 dargestellt habe.

Das erste Auftreten der Bläschen fällt in die Zeit der Längsspaltung des Chromatinfadens; vorher sucht man vergeblich nach ihnen. Nach Beginn der Spaltung sieht man sie zunächst in geringer Zahl erscheinen, sobald dann aber dieser Vorgang weiter fortgeschritten ist, findet man sie in dichten Massen, bisweilen fast sämtliche Alveolen erfüllend, vor (vgl. Taf. I, Fig. 7). In keinem Falle habe ich die Bläschen in diesem Stadium ganz vermißt, obgleich sie nach Karawaiews Ausführungen und Abbildungen manchmal auch sollen fehlen können. Da aber ihr Nachweis in der ersten Zeit wegen der geringen Zahl und der großen Durchsichtigkeit der Bildungen nicht immer ganz leicht ist, so bin ich geneigt, zu glauben, daß sie in derartigen Fällen nur übersehen worden sind. Ich werde wiederholt noch auf diese Gebilde zurückzukommen haben.

Kehren wir zur Betrachtung des Kernes zurück, so ist zu bemerken, daß die Ausbildung fadenförmiger Chromosomen und speziell ihre Längsspaltung neuerdings auch bei anderen Tripyleen beobachtet werden konnte, so fand Haecker bei Aulacanthiden wie *Aulographis, Auloceros* (vgl. Textfigur 64) Doppelfadensegmente, gelegentlich mit »mehrfach gekreuzten und schraubenartig umeinander gedrehten Einzelfäden (Strepsinemen)«, neben ringartigen Figuren und achtförmig gekrümmten Schleifen. Die Entstehung der Doppelfäden durch Längsspaltung eines einfachen Mutterfadens steht auch hier nach Haecker außer Zweifel.

Schmidt konnte bei Castanelliden während der Vorbereitung des Kernes zur mitotischen Teilung Fälle beobachten, in denen der ganze Kernraum mit fadenförmigen, unregelmäßig geschlängelten Chromatinfäden erfüllt war. Ich habe zwei seiner Bilder, die sich auf *Castanidium variabile* Borgert beziehen, auf Taf. IV, Fig. 3 und 4 wiedergegeben. Auch fand er in seinem Material Vorstadien dieses Zustandes, die das allmähliche Zunehmen der fädigen Anordnung

der Chromatinmassen zeigen, sowie ferner Stadien der Längsspaltung. Seine Figur 7, die diesen Prozeß bei einem Kern von *Castanidium moseleyi* Haeckel zeigt, findet sich auf meiner Taf. IV, Fig. 5 reproduziert.

Unmittelbar nachdem bei *Aulacantha* die Spaltung der Chromosomen sich vollzogen hat, bemerkt man, daß die dadurch entstandenen Tochterfäden nun ihrerseits zu einer, also der zweiten Längsteilung schreiten, deren Ebene senkrecht zu der ersten Teilungsebene steht. Betrachtet man einen Querschnitt durch ein in Spaltung begriffenes Mutterchromosom, so sieht man, daß die beiden Tochterfäden nicht völlig drehrund, sondern parallel zur Spaltebene deutlich abgeflacht sind. Etwas später erkennt man auch schon den Beginn der zweiten Längsteilung, die sich durch eine rechtwinklig zu dem ersten Spalt verlaufende hellere Linie bemerkbar macht, so daß der Querschnitt des ursprünglichen Chromosoms jetzt das Bild eines vierteiligen Fadens bietet.

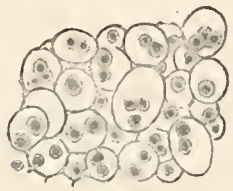


Fig. 63.
Bläschenförmige Einschlüsse, stark vergrößert. Original.

Noch zweifelloser als an Querschnitten, bei denen immerhin ein Irrtum leicht möglich ist, da ein ähnlicher Eindruck auch nach einmaliger Spaltung durch zwei Paare kurzer, dicht hintereinander in einem Faden liegender Chromatinabschnitte erweckt werden kann, tritt die doppelte Längsspaltung zutage, wenn man Gelegenheit hat, in der Ebene des Gesichtsfeldes verlaufende Fadenabschnitte in vorteilhafter Lage zu beobachten. Derartige günstige Fälle trifft man häufig bei etwas fortgeschritteneren Stadien an. Dies hängt damit zusammen, daß im weiteren Verlauf der Dinge die Tochterchromosomen bald anfangen, auseinander zu rücken, während die Spalthälften der letzteren, die Enkelfäden, noch auf längere Zeit mit einander vereinigt bleiben. Für die Entscheidung der Frage, ob zwei Tochterchromosomen zusammengehören, d. h. demselben Fadenabschnitte entstammen, liefern selbst noch bei vorgeschrittenerer Trennung Längenverhältnis und Lagebeziehung derselben meistens sichere Anhaltspunkte.

Fig. 64.
Aulographis pandora, Teil eines Kernschnittes. Späte Prophase. Nach Haecker.

Diese Prozesse führen bei *Aulacantha* zur Entstehung eines zweiten Knäuelstadiums, das sich infolge gewisser am Kern sich abspielender Gestaltveränderungen schon äußerlich leicht von dem vorhergehenden ersten unterscheiden läßt (vgl. Taf. I, Fig. 8).

Nachdem die in Spaltung begriffenen Tochterchromosomen auseinander gerückt sind, beginnen sie, sich in die Länge zu strecken, wobei gleichzeitig ihre Dicke abnimmt. Dadurch, daß sich die Fadenabschnitte außerdem noch stark krümmen, und durcheinanderschlängeln, entsteht ein Zustand, der mit dem ersten Knäuelstadium das Gemeinsame hat, daß auch jetzt wieder die Mitte des Kernes von feiner verteilten Massen eingenommen wird. Ein bedeutender,

sofort in die Augen fallender Unterschied besteht jedoch zwischen diesem Kernzustande und dem ersten Knäuelstadium: der Kern hat sich jetzt zu einem flachen Körper abgeplattet, der im spitzen Winkel zur Frontalebene die Zentralkapsel von der Astropyle nach der entgegengesetzten Seite durchzieht, wobei er zuweilen mit seinem Außenrande bis nahe an die Membran der Zentralkapsel herantritt. Die Dicke der Scheibe ist in der Mitte am größten und nimmt nach dem Rande zu ab, so daß also der Kern auf diesem Stadium den Querschnitt einer Linse zeigt.

Von der Fläche gesehen, ist der Anblick recht verschieden. Nur selten ist der Umriß annähernd kreisförmig, gewöhnlich findet man in der Mitte der aboralen Seite eine Einbuchtung, die bald nur als kleiner, wenig bemerkbarer Ausschnitt, bald in Gestalt eines flach gestreckten oder auch stark gekrümmten Bogens entwickelt ist (Textfigur 65). Die auf diese Weise gebildeten beiden Fortsätze an der aboralen Hälfte des Kernes liegen vielfach in einer und derselben Ebene (Textfigur 66), oftmals zeigen sie jedoch eine mehr oder minder bedeutende, nach entgegengesetzter Seite gerichtete Verbiegung, wodurch die Scheibe eine windschiefe Form erhält (Textfigur 67). In anderen Fällen, in denen die Einbuchtung fehlt, ist die Flächenansicht des Kernes die eines Dreiecks mit abgerundeten Ecken, dessen eine Spitze der Hauptöffnung zugewendet ist. Außer den eben erwähnten beobachtet man noch andere Kernformen, bei denen der aborale Teil eine abgerundete Form besitzt, während die orale Partie in Gestalt eines breiteren rundlichen oder spitzeren kegelförmigen Fortsatzes ausgebildet ist (Textfigur 68 und 69). Ich habe in den Figuren hier nur einige dieser verschiedenen Kernformen wiedergegeben, die Mannigfaltigkeit im Einzelnen ist eine viel größere.

Am abweichendsten sind die beiden letzterwähnten Kernformen, deren absonderliche Gestalt sich jedoch auf eine bestimmte Ursache zurückführen läßt. Schon an dem Totalpräparat einer derartigen Zentralkapsel macht sich nämlich in der oralen Hälfte derselben, bei seitlicher Ansicht jederseits rechts und links der Hauptachse, eine meist länglichrunde Stelle bemerkbar, die durch ihre hellere, durchsichtigere Beschaffenheit von dem umgebenden Endoplasma unterschieden ist. Bei näherem Zusehen erkennt man, daß sich in der bezeichneten Gegend ein ganzer Ring befindet, dem die besagte Eigenschaft zukommt und von dem die helleren Stellen herrühren.

Diese eigentümliche Bildung verdankt ihren Ursprung den bläschenförmigen Einschlüssen, von denen weiter oben die Rede war. Diese haben sich inzwischen sämtlich in der oralen Hälfte der Zentralkapsel angehäuft, wo sie unter Verschmelzung der sie umschließenden Alveolen zu einer ringförmigen Ansammlung zusammengetreten sind (Taf. II, Fig. 9, 10, 11). Der durch unregelmäßige Konturen begrenzte Ring läßt seine Entstehung aus einzelnen Alveolen meist deutlich erkennen, auch findet man mit Einschlüssen erfüllte Alveolen oft noch von der Hauptmasse getrennt, im Endoplasma liegend.

Die umfangreichen Einlagerungen bleiben nicht ohne Einfluß auf die Gestalt des Kernes, der, in seiner oralen Hälfte der Möglichkeit einer breiteren Entfaltung beraubt, jene zugespitzten Formen annimmt, wie sie bei den Figuren 68 und 69 in die Erscheinung treten.

Es ist hier noch besonders hervorzuheben, daß sowohl in diesem Stadium, als auch den folgenden, in der Mehrzahl der Fälle der orale Ring mit seinen Bläschen fehlte, ja, überhaupt in

keiner der Alveolen des Endoplasmas die Einschlüsse mehr nachzuweisen waren. Da dieselben auf der voraufgegangenen Entwicklungsstufe bei sämtlichen von mir untersuchten Exemplaren angetroffen wurden, also ursprünglich nicht etwa nur dem kleineren Teil der Individuen zukommen, so muß die Frage entstehen, was mit diesen Gebilden vorgegangen ist. Ich werde diesen Punkt in einem späteren besonderen Kapitel behandeln.

Am Kern von *Aulacantha* beginnen nunmehr wichtige Veränderungen sich abzuspielen: die Umordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte beginnt. Auf den zuletzt

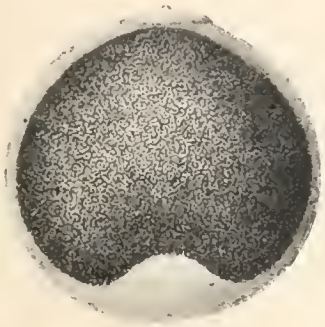


Fig. 65.

Fig. 66.

Fig. 67.

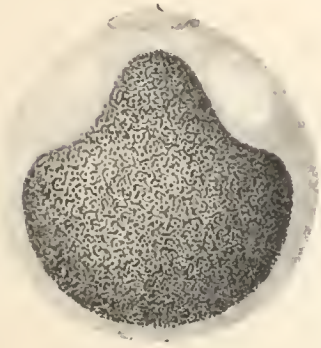


Fig. 68.

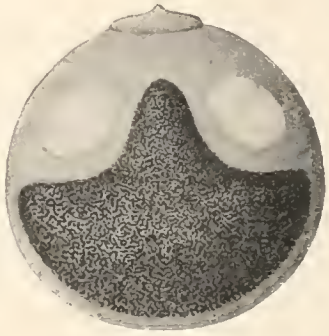


Fig. 69.

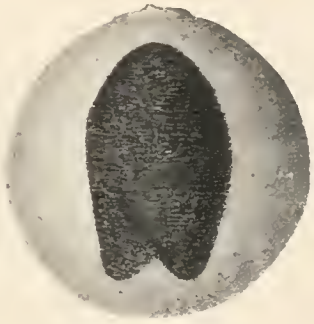


Fig. 70.

beschriebenen, als »zweites Knäuelstadium« bezeichneten Zustand sehen wir nämlich bald einen andern folgen, der sich zwar bei äußerlicher Betrachtung kaum von jenem unterscheidet (vgl. Textfigur 70), der aber bei genauerer Untersuchung des feineren Baues nicht unwesentliche Unterschiede erkennen läßt.

Die Chromatinfäden, die bisher ein unregelmäßiges, buntes Gewirr bildeten, lagern sich jetzt nämlich parallel zu einander in der Weise, daß sie, wenn auch vielfach geschlängelt und Schleifen von mannigfachster Form bildend, doch in ihrem hauptsächlichen Verlauf den linsenartig abgeplatteten Kern quer, also in der Richtung von einer Fläche zur andern, durchsetzen (Taf. I, Fig. 9; Taf. III, Fig. 1). Allerdings gilt das Gesagte allgemein nur von dem mittleren, dicken Teile des Kernes, wo die Fäden stets annähernd senkrecht zu den Flächen stehen, während sie nach den dünneren Rändern zu bisweilen einen schrägen, in der Richtung nach außen zu konvergierenden Verlauf aufweisen. Bemerken will ich nebenbei auch noch, daß sich die

Umlagerung der Fäden am spätesten in den Randpartien zu vollziehen scheint, denn, wenn in den mittleren Teilen des Kernes dieser Vorgang bereits ziemlich weit fortgeschritten war, zeigten die dünnen Kanten oft noch deutlich das regellose Durcheinander des Knäuelstadiums oder doch erst Spuren der beginnenden Umordnung der Fäden.

Die Fäden erstrecken sich nicht kontinuierlich von einer Seite zur andern, sondern es besteht in den zentralen Teilen des Kernquerschnittes eine Unterbrechung. An dieser Stelle finden sich statt der Fäden eine Unmenge kürzerer Chromatinabschnitte und Bröckchen. Zwischen ihnen sind auch hier noch jene Haufen von kleinen Kügelchen zu bemerken, deren Substanz ich als Paranuclein anspreche. Diese kleineren Partikel bilden alle zusammen eine Masse, in die die Fäden von beiden Seiten her mehr oder weniger tief hineinragen.

Noch eine weitere Veränderung geht in dieser Periode an dem Kern vor. Während in den vorhergehenden Stadien stets eine deutliche Membran vorhanden war, die den Kernraum gegen das umgebende Endoplasma abgrenzte, verschwindet diese zu der Zeit, wo sich die eben geschilderten Umlagerungen der Chromatinfäden vollziehen, so daß jetzt die Endoplasmamassen der Zentralkapsel mit dem Kerninnern in direkte Kommunikation treten. Infolge hiervon und weil von den Kernfäden einzelne nach außen zu über die benachbarten vorspringen, andere hinter ihnen zurückbleiben, zeigt der Kern jetzt auch nicht mehr die glatte, ununterbrochene äußere Begrenzungslinie, wie er sie früher besaß.

Stadium der Äquatorialplatte.

Nach Ablauf der geschilderten Vorgänge rücken die Chromosomen von beiden Seiten her nach der Mittelebene zusammen, wobei ihre Lagerung eine noch ausgesprochener parallele wird, als sie es vorher war. Gleichzeitig ändert sich auch die Gestalt der ganzen Scheibe. War sie bisher linsenartig im Querschnitt, so formt sie sich jetzt, indem der zwischen der Mitte und den Rändern bestehende Dickenunterschied verschwindet, in einen flachen Körper von überall gleichmäßiger Dicke um. In demselben Maße nimmt der Randumfang an Größe zu, so daß die entstandene Scheibe mit ihrem Außenrand in den meisten Fällen bis an die Membran der Zentralkapsel herantritt oder doch nur an einzelnen Punkten — vor allem an der aboralen Seite, oder unter gewissen Umständen an bestimmten Stellen der oralen Hälfte — einen Zwischenraum zwischen sich und der Membran läßt.

Damit ist das Stadium der Äquatorialplatte erreicht (vgl. Textfigur 71 bis 74, Taf. I, Fig. 10). Die Form der Platte weist, wie schon angedeutet, bei den einzelnen Individuen Verschiedenheiten auf. Als in allen Fällen vorhanden, kann die windschiefe Krümmung der Platte angeführt werden. Schon auf einer früheren Stufe (vgl. Textfigur 67) zeigt sich häufig, aber noch nicht immer, eine Anlage hierzu. Auch später tritt die Verbiegung in sehr verschiedenem Grade auf. Betrachtet man die Platte in bestimmter Lage von der Kante her, so sieht man die Ränder derselben eine 8-förmige Figur beschreiben (Textfigur 72), die je nach der Stärke der Krümmung, d. h., je nachdem Vorder- und Hinterrand sich unter einem mehr spitzen oder stumpfen Winkel kreuzen, bald schlanker, bald gedrungener erscheint. Bei anderer

Orientierung erhält man von den eben geschilderten abweichende Bilder (Textfigur 71 und 73), wobei auch wieder der wechselnde Grad der Krümmung der Platte Unterschiede bedingt.

Die Platte ist jedoch, wie ich noch hervorheben muß, bei allen Individuen im gleichen Sinne gekrümmt. Bei einer Lage der Zentralkapsel, wie sie die Textfiguren zeigen, wird man den dem Beschauer zugewendeten Rand der Scheibe stets von oben links nach unten rechts verlaufen, oder, bei stärkerer Biegung der Platte, ihn oberhalb der Mitte einen nach rechts, unterhalb derselben einen nach links geöffneten Bogen bilden sehen. Betrachtet man die Zentral-

Fig. 71.

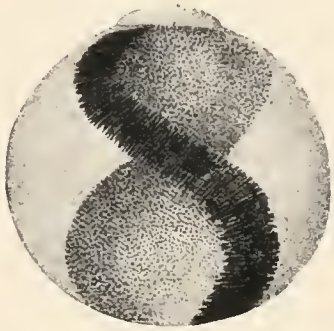


Fig. 72.

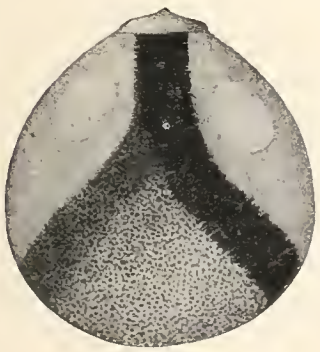


Fig. 73.

Fig. 74.

kapsel vom oralen oder aboralen Pole her, so sieht man bei aufrecht stehender 8 die dem Beschauer zugewendete Kante der Platte in ihrer oberen Hälfte einen nach links, in ihrer unteren Hälfte nach rechts zu offenen Bogen beschreiben.

Wenngleich in der Mehrzahl der Fälle die Äquatorialplatte eine runde Scheibe darstellt, die höchstens an der aboralen Seite einen flachen Ausschnitt aufweist (Textfigur 71), so finden sich doch auch nicht selten ziemlich abweichende Formen, beispielsweise bei denjenigen Individuen, bei denen die Zentralkapsel die früher besprochenen Einschlüsse enthält. Unter dem Einfluß der zu einem oralen Ring zusammengelagerten Bläschenmassen nimmt die Äquatorialplatte eine ähnliche merkwürdige Gestalt an, wie sie die in Textfigur 74 abgebildete Zentralkapsel zeigt, wo sich unter der Hauptöffnung infolge der seitlichen Einengung ein fast viereckiger Abschnitt an der im aboralen Teile stark gedrehten Platte gebildet hat.

In einem Falle wurde eine abnorm entwickelte Äquatorialplatte angetroffen. Sie zeigte insofern eine abweichende Form, als sie einen dreiteiligen Bau besaß. Die drei in der Hauptachse der Zentralkapsel zusammenstoßenden Flügel bildeten mit einander gleiche Winkel. Diese Beobachtung gewinnt an Interesse für uns dadurch, daß eine Dreiteilung des Kernes auch auf andere Weise zustande kommen kann (vgl. weiter unten das Kapitel über direkte Kernteilung). Ob im Falle der dreiflügeligen Äquatorialplatte der Teilungsprozeß voll zur Durchführung gelangen kann, erscheint allerdings fraglich.

Auf Querschnitten zeigt die Äquatorialplatte entsprechend dem verschiedenen Grade ihrer Drehung an den Seiten bald fast geradlinige, bald stark S-förmig gekrümmte Begrenzungslinien (Taf. I, Fig. 10). Wie wir gesehen haben, besteht die Platte aus einzelnen, parallel neben einander gelagerten, fadenförmigen Chromosomen. Diese sind nicht alle von der gleichen Länge; da aber die längeren unter ihnen alle etwa bis zu der gleichen Entfernung von der Mittellinie reichen, so erhält die Platte dadurch doch als Ganzes ein gleichmäßig dickes Aussehen. Ein ähnliches Verhalten wie die äußeren zeigen auch die nach der Mittellinie des Plattenquerschnittes gerichteten Enden der Fäden. Wenn auch manche unter ihnen bei dem Zusammenrücken von den Seiten her mehr oder weniger weit über die Mitte hinausgetreten sind, so bleibt doch meistens, wenngleich in den einzelnen Fällen verschieden deutlich ausgeprägt, die Ebene erkennbar, wo die Chromosomen der gegenüberliegenden Seiten zur Berührung mit einander gekommen sind (Taf. III, Fig. 2 und 3).

Wird schon dadurch, daß nur ein Teil der Chromosomen eine bedeutendere Länge besitzt und seitlich weiter hervorragt, bei der bestehenden Anordnung eine größere Dichtigkeit der inneren Partien der Platte gegenüber den äußeren Schichten bedingt, so wird dieser Unterschied noch erhöht durch die vielen kleinen Chromatinteilchen, die, wie in früheren Stadien, so auch hier, die mittleren Teile des Querschnittes erfüllen. Nur vermißt man von jetzt an die Haufen von Paranucleinkügelchen. Forscht man ihrem Verbleib nach, so bemerkt man, daß die Ballen auseinander gefallen sind und die Kügelchen sich zerstreut haben. Auf beiden Seiten der Äquatorialplatte findet man sie durch das Plasma verteilt.

Bezüglich der Chromosomen ist zu bemerken, daß mit ihrem Zusammenrücken zur Äquatorialplatte und ihrer mehr parallelen Anordnung auch ein Rückgang in ihrer Schlängelung eingetreten ist. Die Gestalt der Fäden ist im Einzelnen übrigens verschieden. Außer geraden oder einfach nur hin und her gekrümmten Fäden findet man in großer Zahl solche, die am äußeren Ende hakenartig umgebogen sind oder andere, die vollkommene, nach innen zu offene Schleifen bilden.

Man könnte vielleicht bei der Betrachtung von Schnitten zu der Annahme kommen, daß die vorhandenen einfach geraden oder hakenähnlichen Fäden sämtlich nur Teile zerschnittener schleifenförmiger Chromosomen darstellen. Dem ist jedoch nicht so, denn man erkennt alle diese Formen auch schon an Totalpräparaten. Natürlich wird durch das Schneiden auch viel Zusammengehöriges getrennt, so daß die Zahl der Haken und Schleifen gelegentlich bedeutend vermindert, die Menge der einfachen Fadenenden dagegen stark vermehrt erscheinen kann.

Wie wir gesehen haben, befinden sich die Chromosomen schon lange vor ihrer Anordnung zur Äquatorialplatte im Zustande der Längsspaltung. Dieser Prozeß hat im Verlauf der letzt-

geschilderten Vorgänge vielfach weitere Fortschritte gemacht. Wie aber schon zur Zeit der die Äquatorialplatte vorbereitenden Stadien zwischen den Individuen hinsichtlich der Breite des Spaltes Unterschiede bestehen, so zeigen auch im Zustande der ausgebildeten Platte die einzelnen Tiere in dieser Beziehung durchaus kein einheitliches Verhalten (vgl. Taf. III, Fig. 2 und 3). Das Gleiche ließe sich in bezug auf die Dicke der Fäden sagen. So findet man denn in dem einen Falle dünne Chromosomen, die nur von einer feinen helleren Linie durchzogen sind, in einem andern Falle ist es dagegen schon zu einer vollständigen Trennung der beiden Hälften gekommen; wieder bei anderen Tieren besteht die Äquatorialplatte aus kräftigen Fadenabschnitten, die sich entweder noch in beginnender oder schon in stark fortgeschrittener Spaltung befinden. Dazu kommt ferner, daß auch keineswegs die Länge, ja, selbst nicht einmal die Menge der Chromosomen überall annähernd die gleiche ist. Bald erscheint infolgedessen die Äquatorialplatte als dünne, bald als dicke Scheibe; bald ist ihr Querschnitt locker und durchsichtig, bald zeigt er bei gleicher Schnittdicke ein dichtes Gefüge. Erwähne ich endlich noch, daß manche Platten in der Hauptsache von gerade gestreckten Chromosomen gebildet werden, während bei anderen die gebogene und geschlängelte Form der Fäden noch ziemlich stark vorherrscht, so dürften damit die wesentlichsten Verschiedenheiten aufgezählt sein. Ein paar solcher speziellen Fälle sind in den Figuren 2 und 3 auf Tafel III zur Darstellung gelangt. Sie mögen als Beispiele für die wechselnde Beschaffenheit der Platte hier genügen. Sehr in die Augen fallend ist oft die ungleiche Menge des Chromatins bei den verschiedenen Individuen.

Werfen wir nun einen Blick auf die Umgebung der Äquatorialplatte, so ist zunächst zu bemerken, daß, so weit, wie die Chromosomen sich erstrecken, das Protoplasma ein besonderes Aussehen zeigt. Nicht nur fehlen ihm die großen Alveolen, auch durch eine geringere Färbbarkeit ist es von dem sich nach außen zu anschließenden Endoplasma unterschieden. Die Grenze gegen das letztere erscheint auf Schnitten nicht in Gestalt einer bestimmten, glatten Linie, sondern zahlreiche kleine Rauhigkeiten der aneinander stoßenden Flächen machen den Übergang zu einem weniger schroffen und unvermittelten. Bei genauerer Untersuchung erkennt man ferner, daß das die Äquatorialplatte zunächst umschließende, sich schwächer färbende Protoplasma eine feine Faserung besitzt, die parallel zu den Chromatinfäden verläuft. Im Übrigen lassen die protoplasmatischen Bestandteile der Zentralkapsel keinerlei Abweichungen gegen früher erkennen.

Das Äquatorialplattenstadium ist später auch bei zwei anderen Tripyleenformen von Schmidt und von Schröder beobachtet worden. Schmidt (**1909**) fand es bei einer Castanellide, *Castanidium moseleyi* Haeckel. Er schildert die Kernplatte als »eine gleichmäßig dicke, rundliche Scheibe, die vom oralen zum aboralen Pol der Zentralkapsel verläuft und mit ihrem Rande sehr nahe an die Wand der Zentralkapsel herantritt. Sie hat eine geringe, im Querschnitt „S"-förmige Verbiegung, wie sie auch der Äquatorialplatte von *Aulacantha* auf früheren Stadien eigentümlich ist«.

Auch im Übrigen entsprechen die Verhältnisse denjenigen bei *Aulacantha* (vgl. die nach Schmidts Zeichnung wiedergegebene Figur 6 meiner Tafel IV). Wir sehen in ganz ähnlicher Weise die überaus zahlreichen, teils geraden, teils gekrümmten Chromosomen angeordnet, die

bandähnlich abgeflacht und von einem Längsspalt durchzogen sind, sich nach dem Gesagten also auch hier im Vorstadium einer zweiten Teilung befinden. Selbst die Schicht helleren, alveolenfreien Protoplasmas, in die die Kernplatte eingebettet ist, tritt deutlich hervor und, wie bei *Aulacantha*, finden sich auch in der beiderseitigen äußeren Grenzzone derselben jene von Eisenhämatoxylin tief geschwärzten Kügelchen, »die etwas an die Paranucleinkörnchen erinnern«, während die traubenförmigen Haufen der letzteren selbst vermißt werden. Nur erscheint bei einem Vergleich der Figuren (Taf. I, Fig. 10 und Taf. IV, Fig. 6) die Kernplatte von *Castanidium* hinsichtlich ihrer Chromatinmenge dürftig neben der üppig entwickelten Äquatorialplatte der *Aulacantha*. Dabei ist jedoch zu bemerken, daß ich für meine Darstellung einen Fall besonders reicher Entfaltung ausgewählt habe, daß eine spärlichere Ausgestaltung, entsprechend der Schmidtschen Abbildung, auch bei *Aulacantha* außerordentlich häufig zu beobachten ist. Der Vergleich der beiden Figuren gibt mithin eine gute Vorstellung von dem wechselnden Aussehen der Äquatorialplatte, worüber ich weiter oben gelegentlich meiner Schilderung dieses Kernzustandes von *Aulacantha* bereits sprach.

Fig. 75.
Zentralkapsel von *Halocella inermis* Haecker. Äquatorialplattenstadium. Nach Schröder.
(Dort ist die Art als *Halocella gemma* Borgert bezeichnet.)

Bei dem zweiten, besonders bemerkenswerten Funde handelt es sich um die Beobachtung des Kernplattenzustandes sowie eines etwas späteren Teilungsstadiums bei Atlanticelliden durch Schröder (**1913**). In beiden Fällen war das Objekt eine *Halocella*-Art. An dieser Stelle soll zunächst das Stadium der Äquatorialplatte Erwähnung finden.

Was zunächst die äußere Erscheinung des bei Schröder (l. c., p. 195) abgebildeten Äquatorialplattenstadiums von *Halocella* betrifft (vgl. Textfigur 75), so fällt an diesem die Besonderheit auf, daß das Endoplasma, das sonst bei den Halocellen eine andere Art der Verteilung zeigt, sich hier zu einer kugeligen, von Alveolen durchsetzten Masse zusammengeballt hat, die in ihrer Mitte die scheibenförmige Kernplatte umschließt. Diese letztere reicht aber nicht bis an die Peripherie der Plasmakugel heran, sondern es bleibt ein größerer, von alveolisiertem Protoplasma eingenommener Zwischenraum im Umkreise des Plattenrandes. Dazu kommt als weiteres Merkmal, daß die Platte auch nicht in gleichem Maße windschief verbogen erscheint wie bei *Aulacantha* und *Castanidium*, sondern, daß sie ziemlich planparallele Seitenflächen besitzt; man könnte sie auch flach-linsenförmig nennen, wenn man die geringe Dickenabnahme, die in den Randpartien besteht, in Betracht zieht. An der Kernplatte erkennt man nun deutlich die nebeneinander gelagerten, teils geraden, teils scheinbar schleifenförmig gestalteten Chromosomen. Auch bemerkt man, wie sonst, das charakteristische Fehlen von Alveolen in dem die Seitenflächen zunächst begrenzenden Protoplasma, sowie auch losgelöste Chromatinteile in ihm, die in geringer oder etwas größerer Entfernung den Flächen der Kernplatte vorgelagert sind.

Leider sind Schnittpräparate nicht angefertigt worden, doch läßt das Totalbild immerhin deutlich in den Grundzügen die bei *Aulacantha* bestehenden Verhältnisse wieder erkennen, wobei allerdings die wichtige Frage nach dem feineren Bau der Chromosomen und den Vorgängen bei ihrer Bildung offen bleiben muß.

Bildung der Tochterplatten.

Kehren wir nunmehr zu den Kernteilungsvorgängen bei *Aulacantha* zurück, so sehen wir, daß die nächste Veränderung, die an der Äquatorialplatte vor sich geht und zur Anlage

Fig. 76.

Fig. 77.

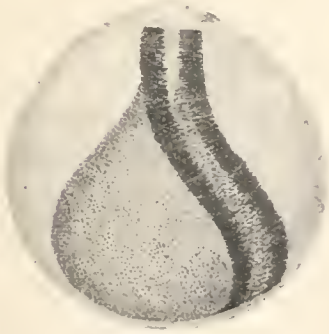


Fig. 78.

Fig. 79.

der Tochterplatten führt, darin besteht, daß sich jene der Fläche nach in zwei Hälften spaltet (vgl. Textfigur 76 bis 79; Taf. I, Fig. 11; Taf. III, Fig. 4)[1]). Hierbei kommt es jedoch nicht, wie bei der typischen Mitose, zu einer Verteilung der Spalthälften der Chromosomen auf die beiden verschiedenen Seiten. Zwar könnte man sich einen solchen Vorgang bei der oft außerordentlich dichten Lagerung der Segmente wohl in der Weise verlaufend denken, daß die Tochterfäden an einander entlang gleiten und sich so nach entgegengesetzter Richtung auseinander bewegen. Auch würde man durch die Beobachtung, daß man in späteren Stadien nicht selten einzelne Fäden von den gegenüber liegenden Seiten mit ihren freien inneren Enden aufeinander zu oder eine Strecke weit dicht neben einander her laufen sieht (vgl. Taf. II, Fig. 1; Taf. IV, Fig. 2), zu der Vermutung geführt werden können, daß es sich hier um die auseinandergerückten Hälften eines und desselben Chromosoms handle. Aber dieser Vorgang wäre im

[1]) Die Textfiguren stellen ein schon etwas fortgeschritteneres Stadium dar.

Einzelnen doch nur schwer vorzustellen, denn, da die Chromosomen bereits von Anfang an verschiedenen Seiten angehören, so müßte man schon voraussetzen, daß nur die eine Spalthälfte die gedachte Bewegung ausführt, die andere aber an ihrem Orte verbleibt. Eine derartige Annahme würde jedoch von vornherein schon mit den Tatsachen nicht im Einklang stehen. In diesem Falle müßte in den Anfangsstadien des Prozesses die Mitte des Plattenquerschnittes durch die zur andern Seite hinüberwandernden Fadenhälften am dichtesten erscheinen, während in Wirklichkeit das Gegenteil beobachtet wird: gerade die Mitte zeigt von Beginn des Vorganges an eine weniger dichte Lagerung der Fäden als die äußeren Plattenpartien und zeichnet sich durch ihr helleres, durchsichtigeres Aussehen aus (vgl. Taf. I, Fig. 11; Taf. III, Fig. 4). Diese Aufhellung der Plattenmitte war mir bei der ersten Überprüfung der Zentralkapseln in toto stets ein sicheres Anzeichen dafür, ein Stadium der beginnenden Tochterplattenbildung vor mir zu haben.

Die Entstehung der Tochterplatten vollzieht sich, wie schon gesagt, auf dem Wege einer einfachen Spaltung der Äquatorialplatte, und zwar erfolgt die Durchtrennung in der Medianebene, dort, wo bei der Bildung der Äquatorialplatte die Chromosomen der gegenüberliegenden Seiten zusammengetroffen sind und wo also gewissermaßen schon eine Naht bestand. Bei diesem Verlauf des Prozesses müssen naturgemäß die Chromosomen auf der ursprünglich von ihnen eingenommenen Plattenhälfte verbleiben.

Daß die jungen Tochterplatten nicht, wie man nach dem Bau der Äquatorialplatte zunächst wohl erwarten könnte, an den inneren, einander zugekehrten Seiten, sondern in ihren äußeren Teilen eine dichtere Lagerung der Chromosomen zeigen (vgl. Taf. III, Fig. 4; Taf. IV, Fig. 1), hängt mit der bei den Fäden hervortretenden Tendenz, ihre äußeren Enden in eine und dieselbe Ebene zu rücken, zusammen. Dieses Ziel wird in den ersten Phasen der Trennung meist nur äußerst unvollkommen erreicht; bald sind es einzelne Chromosomen, bald ganze Gruppen, die durch ihre Lage Unregelmäßigkeiten bedingen. Vereinzelt trifft man aber auch ganz frühe Stadien an, bei denen sich ein Zwischenraum zwischen den Tochterplatten noch kaum einmal gebildet hat, sondern nur ein hellerer Schein die Lage der Trennungsebene andeutet, und die doch in bezug auf die glatte Begrenzung der äußeren Flächen der Platten schon mehr das Verhalten späterer Zustände zeigen.

An der Innenfläche der Platten ist die Begrenzung im Allgemeinen eine noch weniger scharfe als an der Außenfläche. Hier sieht man von beiden Seiten her zahlreiche Fäden weit in den Zwischenraum hineinragen oder denselben vollständig durchsetzen, wobei sie vielfach Haken und Schleifen der verschiedensten Form bilden.

Schon im Stadium der Äquatorialplatte war es, wie bereits erwähnt, oftmals zu einer Trennung der Chromosomenhälften gekommen; die jungen Tochterplatten zeigen diesen Vorgang regelmäßig stark fortgeschritten. Da bei dem Auseinanderweichen die Fadenhälften ihren früheren, genau parallelen Verlauf bald einbüßen, tritt die ursprüngliche Zusammengehörigkeit hier nur noch vereinzelt vollkommen deutlich und zweifellos hervor.

Was sonst noch die Gestalt der Chromosomen betrifft, so besitzt der weitaus größte Teil derselben eine am äußeren Ende hakenartig gekrümmte Form oder stellt U-förmig gebogene,

mit ihrem geschlossenen Teil nach außen gerichtete Schleifen dar, während die Zahl der einfachen Fäden eine starke Abnahme erfahren zu haben scheint. Ich möchte daher annehmen, daß in vielen Fällen eine nachträgliche Krümmung der Fäden eingetreten ist.

Erwähnung möge hier auch noch die Tatsache finden, daß nur ein Teil der Fäden in der Biegung seine Dicke beibehält, eine große Zahl dagegen an dieser Stelle eine Verjüngung und eine Verbindung der zugespitzten Enden durch einen feinen, durchsichtigen, scheinbar aus Linin bestehenden Faden zeigt. Ob dieser Unterschied vielleicht daher rührt, daß die einen in dem vorhergehenden Stadium schon die gebogene Form besaßen oder sich später einfach gekrümmt haben, bei den anderen jedoch ein nachträgliches Zusammentreten erfolgte, wage ich nicht zu entscheiden.

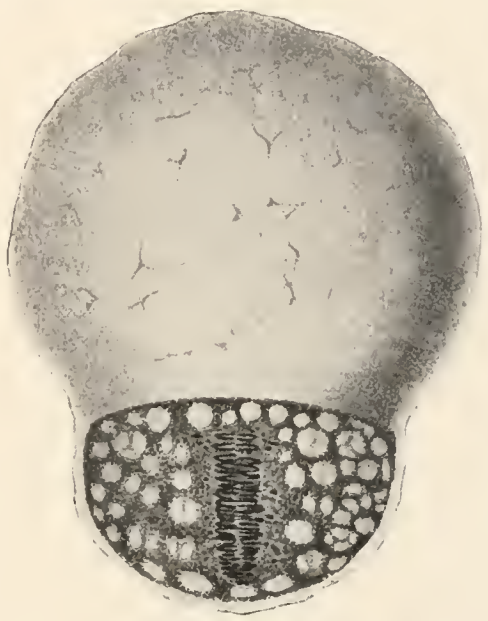


Fig. 80.
Zentralkapsel von *Halocella inermis* Haecker. Beginnende Teilung der Äquatorialplatte. Nach Schröder. (Dort ist die Art als *Halocella gemma* Borgert bezeichnet.)

An der Außenseite der Tochterplatten beobachtet man regelmäßig in größerer oder geringerer Entfernung von denselben eine Menge von Fadenabschnitten, Klümpchen und Kügelchen. Sie sind in das die Platten umschließende, sich schwächer färbende Protoplasma eingelagert, das auf beiden Seiten eine annähernd gleichmäßig dicke Schicht bildet und hier wie zwischen den Platten die erwähnte faserige Struktur zeigt (Taf. III, Fig. 4; Taf. IV, Fig. 1 u. 2). Der größte Teil dieser Körper weist nach Färbung mit Eisenhämatoxylin einen blauschwarzen Farbenton auf. Besonders intensiv schwarz färben sich zahlreiche kleine Körnchen, die bald einzeln, bald zu mehreren dicht bei einander oder, zu kleinen Häufchen von schwammigem Aussehen vereinigt, sich hauptsächlich an der Grenze des die Platten umgebenden durchsichtigeren Protoplasmas finden und meist von einem helleren, den Eindruck einer kleinen Alveole erweckenden Hofe umgeben sind (vgl. besonders Taf. IV, Fig. 1). In ihrer Größe stimmen sie etwa mit den Paranucleinkügelchen überein, die ich in diesem Stadium mit Sicherheit nicht mehr aufzufinden vermochte, doch ist ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber, wie aus dem Gesagten hervorgeht, ein anderes.

Das Stadium der beginnenden Teilung der Äquatorialplatte ist auch von Schröder (**1913**, Taf. XXV, Fig. 3) beobachtet worden, und zwar bei der Atlanticellide *Halocella*, derselben Form, bei der Schröder auch den Kern im Zustand der Äquatorialplatte (vgl. Textfig. 75) sah. Die Tatsache, daß die beiden Stadien unmittelbar aneinander anschließen, erhöht die Bedeutung des seltenen Fundes.

Wir sehen in Schröders Bild, das ich nebenstehend wiedergebe (vgl. Textfig. 80), die schon bei der Äquatorialplatte beobachtete Zusammenballung des alveolisierten Endoplasmas zu einem rundlichen Körper. Die in Spaltung begriffene Kernplatte, die, wie im Falle der Äquatorialplatte, die Plasmamasse nicht bis zu ihrer Oberfläche diametral durchsetzt, ist in

eine Schicht alveolenfreien Plasmas eingelagert, das auf beiden Seitenflächen des plattenförmigen Kerngebildes eine ansehnlich dicke Lage bildet. Auch hier bemerken wir in der Mitte zwischen den beiden jungen Tochterplatten jenen hellen Spaltraum, der in der geschilderten Weise, d. h. dadurch zustande kommt, daß die dicht neben einander gelagerten fadenförmigen Chromosomen im Begriff sind, in zwei Gruppen auseinander zu weichen. Die Chromosomen lassen vielfach Schleifenform erkennen, ebenso sieht man Körnchen und Bröckchen färbbarer Kernsubstanzen in den dichteren Endoplasmapolstern, die beiderseitig die Kernplatten umschließen. Wir finden also Verhältnisse vor, wie wir sie ganz ähnlich bei *Aulacantha* kennen lernten und bedauern wiederum nur, über die Einzelheiten des Baues der Kernplatten und der sie bildenden Chromosomen für *Halocella* nichts Näheres aussagen zu können.

Spätere Tochterplattenstadien.

Im weiteren Verlaufe der Teilungsprozesse entfernen sich die Tochterplatten nun immer mehr von einander. Dieser Vorgang ist mit einer Verringerung ihres Durchmessers verbunden, die schon bald nach ihrer Trennung beginnt und die ihrerseits als die Folge eines engeren Zusammenrückens der Chromosomen innerhalb der Platten auftritt. So sieht man denn auf einem sich an den zuletzt beschriebenen Kernzustand anschließenden Stadium (Taf. II, Fig. 1) die Kernplatten nicht mehr bis an die Membran der Zentralkapsel herantreten. In demselben Maße wie die Kernplatten hat sich gleichzeitig aber auch die Schicht helleren, faserigen Protoplasmas in die die Platten eingelagert sind, von der Zentralkapselmembran zurückgezogen, wodurch es zu einer vollständigen allseitigen Umhüllung dieser Teile durch das Endoplasma gekommen ist. Ferner bemerkt man, daß die Begrenzung der Platten auf den Außenflächen jetzt eine viel bestimmtere geworden ist, als sie vorher war, indem die Chromosomen mit der Einstellung ihrer äußeren Enden in eine und dieselbe Ebene weiter fortgefahren sind. Dabei ist auch der größere Teil der vielen Fadenabschnitte und Brocken, die vorher auf beiden Seiten sichtbar waren, in die Platten mit aufgenommen worden. Nur noch eine verhältnismäßig kleine Zahl dunkler gefärbter Kügelchen findet sich von nun an außerhalb der Kernplatten durch das angrenzende Protoplasma zerstreut.

Schon im Anfang des Tochterplattenstadiums war meist ein Rückgang in bezug auf die Drehung der auseinander weichenden Hälften erkennbar. Dieser Abflachungsprozeß ist auch inzwischen noch weiter gegangen und hat schließlich dahin geführt, daß das Aussehen der Kernplatten dasjenige ziemlich ebener Scheiben geworden ist. Ihre äußere Gestalt ist bei den einzelnen Individuen innerhalb gewisser Grenzen wechselnd: bald stellen sie länglich runde Platten dar, bald sind sie etwa herzförmig, oder sie zeigen infolge der Ausbildung mehrfacher Ausschnitte am Rande eine kompliziertere Form. In den Textfiguren 81 bis 83 habe ich ein paar derartige Fälle dargestellt.

Außer der erwähnten engeren Zusammenlagerung der Chromosomen und ihrer gleichmäßigeren Ausrichtung an der Außenseite der Platten bemerkt man jetzt auch eine allmählich sich vollziehende Verkürzung der Fäden, die mit einer Verdickung und Geradestreckung derselben Hand in Hand geht (Taf. IV, Fig. 1 und 2). Aber alle diese Veränderungen werden

erst auf einem etwas späteren Stadium, nachdem die Platten noch weiter auseinander gewichen sind, zum Abschluß gebracht (Taf. II, Fig. 2). Hier sieht man alsdann die Chromosomen auf beiden Seiten zu einer dichten Scheibe zusammengelagert, die auf dem Querschnitt an den Außenflächen einen fast ununterbrochenen scharfen Kontur zeigt. Auch an den Innenflächen ist die Begrenzung mittlerweile eine viel bestimmtere geworden. Zwar springen hier und da noch einzelne Fäden, und bisweilen selbst größere oder kleinere Gruppen von Fäden, über die benachbarten vor, doch erscheinen im Großen und Ganzen die Kernplatten jetzt als gleichmäßig dicke parallele Scheiben.

Bei dem Auseinanderweichen der Tochterplatten hat das den Raum zwischen denselben erfüllende Protoplasma insofern sein früheres Aussehen bewahrt, als es sich nach wie vor durch eine geringere Färbbarkeit und den Mangel von Alveolen auszeichnet, dagegen bemerkt man eine Abnahme in der Deutlichkeit der Faserung. Auch sonst lassen sich noch gewisse Veränderungen feststellen. Abgesehen davon, daß sich das Endoplasma mit seinen dunkler tingierten, alveolisierten Massen von den Seiten her meistens etwas zwischen die Kernplatten vorgewölbt

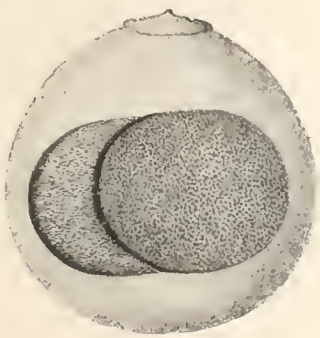


Fig. 81.

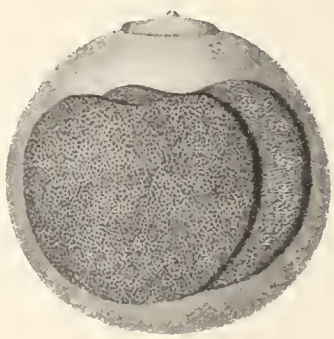


Fig. 82.

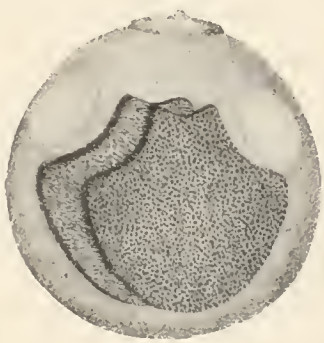


Fig. 83.

hat, fällt vor allen Dingen das Auftreten einer zellplattenartigen Bildung auf, die als dünne Scheibe in der Mitte zwischen den Tochterplatten zur Entstehung kommt. Besonders deutlich traten die Einzelheiten der Struktur bei der Untersuchung der Schnitte in Wasser hervor. Es machte alsdann den Eindruck, als ob jene Platte sich aus einzelnen Anschwellungen in der zwischen den Kernplatten sich ausspannenden zarten Faserung zusammensetze, in ähnlicher Weise, wie es auch sonst bei pflanzlichen und tierischen Zellplatten der Fall ist. Eine größere Färbbarkeit der Platte wurde jedoch nicht beobachtet, vielmehr zeichnete sich dieselbe nur durch ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen aus. In der Verlängerung dieser »Spindelplatte« bemerkt man meistens einen helleren Streifen, in dem ich unter günstigen Umständen eine Reihe kleiner, knötchenförmiger Differenzierungen erkannte. Es scheint mithin auch eine »Cytoplasmaplatte« zur Ausbildung zu gelangen. Diese tritt jedoch nicht auf direktem Wege geradlinig bis an die Membran der Zentralkapsel heran, sondern sie gabelt sich in einiger Entfernung von derselben und trennt einen mit schwächer färbbarem Protoplasma erfüllten, auf dem Querschnitt dreieckigen Ring ab (vgl. Textfig. 84), der die Zentralkapsel in der Ebene der Zellplatte umgreift. Die erwähnten Einzelheiten sind infolge ihrer Zartheit nur mittels starker Objektive zu erkennen, während bei geringerer Vergrößerung allein die Unterschiede

in der Färbung hervortreten (vgl. Taf. II, Fig. 3ff.). Auf das Verhalten der in Rede stehenden Bildungen bei der Teilung der Zentralkapsel werde ich weiter unten zurückzukommen haben.

Das Stadium der Tochterplatten wurde bereits von Karawaiew beschrieben, und zwar entspricht der Entwicklungszustand des von ihm beobachteten Individuums etwa dem in Fig. 2 auf Tafel II von mir dargestellten. Die Beschreibung, die der russische Forscher gibt, weicht jedoch in einigen Punkten von meinen Befunden ab. Nach Karawaiew sollen die Platten aus zwei verschiedenen Substanzen bestehen, nämlich aus einer verhältnismäßig schwach färbbaren Hauptmasse, »welche auf der zum Zentrum zugekehrten Fläche der Platten in das Endoplasma in Form von zahlreichen fingerförmigen Auswüchsen hineinragt«, sowie ferner aus einer großen Menge von kleinen Kügelchen, die, zu Fäden aneinander gereiht, die Hauptmasse quer durchsetzen und in bezug auf ihre Färbbarkeit sich wie Chromatin verhalten.

Fig. 84.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die »fingerförmigen Auswüchse« die Enden einzelner über ihre Umgebung hervorragender Chromosomen sind und daß die geschilderten abweichenden Verhältnisse nur als die Folge unzureichender Fixierung zu erklären sind. Während bei den jüngeren Zuständen der Tochterplatten eine gute Erhaltung ihres Baues mit Leichtigkeit zu erreichen ist, zeigen in späteren Stadien die Chromosomen eine unwiderstehliche Neigung, miteinander zu verkleben. Selbst die sonst gerade für die Konservierung der chromatischen Teile so vorzüglich sich bewährende Mischung von Sublimat und Eisessig versagte in zahlreichen Fällen. Bald erhielt ich ähnliche Bilder wie Karawaiew, bald war das Chromatin der Platten zu einer Masse verbacken, die auf dem Schnitt einen schwammigen Bau erkennen ließ und an der nur noch die auf der Innenseite der Scheiben hervorstehenden fingerförmigen Fortsätze auf ihre Entstehung aus nebeneinander liegenden Fäden hindeutete. In noch anderen Fällen zeigte der Plattenquerschnitt ein dichtes Aussehen, wobei Ungleichmäßigkeiten in der Färbbarkeit zutage traten (Taf. II, Fig. 11). Andererseits liegt mir aber auch eine große Zahl gut erhaltener Exemplare vor, an denen der Bau der Kernplatten unverändert geblieben und mit vollster Deutlichkeit wie oben geschildert zu erkennen ist.

Das Vorhandensein einer Zellplatte ist von Karawaiew nicht beobachtet worden. Vielleicht dürfte man jedoch die an der einen seiner beiden Abbildungen (**1896**, Taf. VI, Fig. 5) sichtbare, mit dunkleren Punkten durchsetzte faserige Protoplasmapartie, die sich in der oberen Hälfte der Figur angedeutet findet und von der Zentralkapselmembran sich unter allmählicher Verschmälerung bis eben zwischen die Kernplatten erstreckt, mit den geschilderten, an dieser Stelle bestehenden Differenzierungen des Endoplasmas in Zusammenhang zu bringen haben. Ebenso wird man, wie mir scheint, auf die Zellplatte wohl auch eine Angabe im Text (**1895**, p. 300) beziehen müssen, wonach auf Schnitten nahe dem oralen Pole »im Plasma zwischen den Tochterplatten eine denselben parallele Streifung« wahrgenommen wurde. Allerdings ist die sich daran anschließende Bemerkung, daß die letztere auf den folgenden Schnitten »zwischen den Rändern der Tochterplatten und der Membran der Zentralkapsel in einer zur ersten rechtwinkligen Richtung, aber nur auf einer Seite« verlief, wieder schwer mit dem Verhalten der

Zellplatte in Einklang zu bringen. Von den faserig differenzierten Protoplasmascheiben an der Außenseite der Tochterplatten erwähnt Karawaiew nichts, sie sind, wie ich hervorheben muß, auf späteren Stadien auch nicht mehr nachzuweisen, und das Einzige, was auf ihre frühere Anwesenheit hindeutet, ist eine etwas hellere Färbung des Endoplasmas an dieser Stelle. Statt dessen spricht Karawaiew von »zwei spaltförmigen Höhlungen an der äußeren Oberfläche der Tochterplatten«, die »vom Plasma durch eine dünne, etwas weniger durchsichtige Schicht abgetrennt« und mit Kernsaft erfüllt sein sollen. Von diesen Flüssigkeitsansammlungen wird außer-

Fig. 85. *Castanidium variabile* Borgert. Auseinanderweichende Tochterplatten. Schnittbild. Teil einer größeren, von Haecker gegebenen Figur.

dem noch angegeben, daß sie von feinen, den Kernplatten parallel verlaufenden Plasmasträngen durchzogen seien. Auch in diesem Falle handelt es sich um ein Kunstprodukt, dessen Entstehung auf die Wirkung der angewandten Reagentien zurückzuführen ist. Ich selbst habe gleichfalls bei späteren Entwicklungsstadien wiederholt beobachtet, daß sich das Plasma an der Außenseite der Tochterplatten von ihnen losgelöst hatte und so ein Zwischenraum entstanden war. Am lebenden Tier, und ebenso bei gut gelungenen Präparaten, ist aber ein solcher nicht vorhanden, vielmehr tritt das Plasma direkt bis an die Platten heran, und die einzigen Besonderheiten an dem letzteren bestehen, abgesehen von der bereits erwähnten etwas geringeren Färbbarkeit, in dem Fehlen von Alveolen in einem gewissen Umkreise der Kernplatten sowie in dem Vorhandensein kleiner, dunkler gefärbter Körnchen, den Überbleibseln der in früheren Stadien reichlicher vorhandenen, vom Kern herrührenden Einlagerungen.

Das Stadium der auseinanderweichenden Tochterplatten wurde auch von Haecker beobachtet, und zwar bei einem Exemplar von *Castanidium variabile* Borgert. Wir sehen in dem Bilde, das Haecker gibt (vgl. Textfig. 85), die gleichen Verhältnisse vor uns, wie wir sie von *Aulacantha* her kennen. Erwähnen möchte ich gewisse Einzelheiten der Haeckerschen Angaben über seinen Fund. Er schreibt: »Die in der Peripherie gelegenen Chromatinfäden ließen vielfach eine Längsteilung erkennen, welche wohl als die zweite Längsspaltung Borgerts zu betrachten ist. Einzelne Chromosomen lagen paarweise angeordnet in der Äquatorebene: offenbar handelt es sich um zurückgebliebene, durch die erste Längsspaltung entstandene Doppelstäbchen, deren Einzelstäbchen (primäre Spalthälften) noch nicht zum vollständigen Auseinanderweichen gekommen waren. Vielfach war auch bei diesen deutlich die zweite Längsspaltung zu erkennen.«

Diese Befunde Haeckers geben im Zusammenhange mit den Beobachtungen Schmidts eine wertvolle Bestätigung und Ergänzung zu meinen an *Aulacantha* erlangten Resultaten. Konnte Schmidt bei *Castanidium* Kernzustände wie den in Fig. 5 meiner Taf. IV wiedergegebenen mit doppelten, zum Teil sich überkreuzenden Chromatinfäden auffinden, ein Stadium, das uns die von *Aulacantha* bereits bekannte erste Längsspaltung der Kernsegmente im Knäuelstadium vor Augen führt, vermochte er ferner den Zustand der Äquatorialplatte zu untersuchen und hierbei das Vorhandensein einer auch bei seinem Objekt bestehenden zweiten Längsspaltung wahrscheinlich machen, so glückte es Haecker — ebenfalls bei einer *Castanidium*-Art — in dieser Frage sicherere Grundlagen zu gewinnen, indem er die zweite Chromosomenspaltung weiter durchgeführt — an einzelnen in der Entwicklung zurückgebliebenen Kernsegmenten auch noch in der Anlage — sah.

Von allen Zuständen der mitotischen Kernteilung mit Ausnahme der vorbereitenden Phasen bis zur Anlage der zweiten Längsspaltung der Chromosomen, gelangte bei *Aulacantha* das Stadium der Tochterplatten in seinen verschiedenen Altersstufen am häufigsten zur Beobachtung. Im Durchschnitt befand sich annähernd $^1/_2$ Prozent sämtlicher untersuchten Tiere in diesem Entwicklungszustand, bisweilen stieg das Verhältnis sogar bis beinahe auf 1 Prozent. Demnächst folgten mit kaum geringeren Zahlen die im Stadium der Äquatorialplatte angetroffenen Individuen.

Rekonstruktion der Tochterkerne.

Es würden nunmehr noch die zur Bildung der Tochterkerne führenden weiteren Vorgänge zu schildern sein. Sie beginnen damit, daß die Kernplatten, sobald sie das Maximum ihres gegenseitigen Abstandes erreicht haben, anfangen, sich mit ihren Rändern nach außen zu krümmen, wodurch sie eine schüsselförmige Gestalt erhalten (vgl. Textfigur 86; Taf. II, Figur 3). Bei diesem Prozeß sieht man an den beiden Platten häufig die eine Seite, und zwar meistens die orale, der gegenüber liegenden etwas voraneilen. Die Krümmung der Platten schreitet allmählich immer weiter fort, so daß ihre sich einander entgegen wölbenden Ränder immer näher zusammentreten (vgl. Textfigur 87 und 88; Taf. II, Fig. 4, 5, 6). Gleichzeitig bemerkt man, daß auch die Dicke der Platten mehr und mehr zunimmt. Diese Erscheinung rührt nicht allein davon her, daß die Chromatinfäden sich wieder in die Länge zu strecken

beginnen, wobei sich übrigens auch von neuem eine stärkere Schlängelung an ihnen bemerkbar macht, sondern sie beruht vor allen Dingen darauf, daß sich auf der ursprünglichen Außenseite der Platten eine anfänglich nur dünne, später aber an Dicke immer mehr zunehmende Schicht aus kürzeren Fadenenden und Chromatinkörnchen ausbildet, die infolge der wachsenden Krümmung der Platten schließlich ganz im Innern zu liegen kommt. Es erscheint mir höchst wahrscheinlich, daß es sich bei diesen Massen um dieselben Abschnitte und Partikelchen handelt, die man bei den jungen Tochterplatten in so großer Zahl an ihrer Außenseite beobachtet, die, nachdem sie bei dem Zusammenrücken der Chromosomen zunächst mit in die Kernplatten hineingewandert sind, jetzt wieder aus ihnen hervortreten.

Entsprechend den Formveränderungen der Kernplatten wölbt sich das Endoplasma zunächst in Gestalt eines ausgedehnten flachen Polsters in die an der Außenseite derselben entstehenden Höhlungen vor (vgl. Taf. II, Fig. 3); in späteren Stadien nimmt dieser Teil die Form

Fig. 86.

Fig. 87.

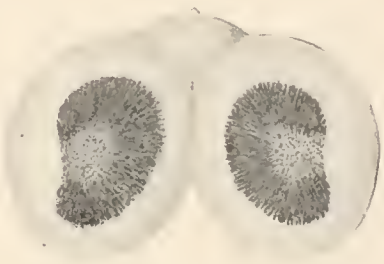


Fig. 88.

eines Knopfes an, der je nach dem Grade der Krümmung der Kernplatten durch einen mehr oder minder dünnen Stiel mit dem übrigen Endoplasma in Verbindung steht (vgl. Taf. II, Fig. 4, 5, 6).

Die schon bei den früheren Stadien hervorgehobene Eigentümlichkeit des Fehlens von Alveolen in dem an die Außenseite der Kernplatten angrenzenden Endoplasma findet sich auch in den späteren Entwicklungszuständen erhalten, wo die von den gekrümmten Platten umschlossene Partie stets frei von Alveolen bleibt. Dagegen bemerkt man hier statt der bisher vorhandenen zahlreichen kleinen, dunkel tingierten Körnchen eine Menge, zum Teil bedeutend größerer und weniger intensiv sich färbender Kügelchen, welch letztere zweifellos aus ersteren hervorgegangen sind. Sie werden, wenn überhaupt, so doch nur zum kleinsten Teil in die jungen Tochterkerne mit aufgenommen, die größere Mehrzahl löst sich nach und nach im Endoplasma auf.

Das zwischen den sich rekonstruierenden Tochterkernen gelegene alveolenfreie Protoplasma behält noch längere Zeit sein bisheriges Aussehen bei; wenn es auch im Verlauf der weiteren Erscheinungen auf einen immer kleiner werdenden Raum beschränkt wird. Allmählich verschwindet es jedoch vollkommen, die geringere Färbbarkeit verliert sich, es treten Alveolen auf, und schließlich findet man die jungen Tochterkerne von einer gleichmäßigen Endoplasmamasse umgeben.

Bald nachdem die Kernplatten begonnen haben, sich zu krümmen, werden an der Zentralkapsel die ersten äußeren Anzeichen der Durchteilung sichtbar, indem sie eine Vergrößerung ihres Durchmessers in der Richtung erfährt, in der die Tochterplatten auseinander gewichen waren (vgl. Textfigur 87; Taf. II, Fig. 4). Weiterhin bemerkt man in der Mitte der aboralen Seite eine gelinde Einbuchtung der Außenlinie.

Was die Durchschnürung der Zentralkapsel selbst betrifft, so vollzieht sich dieser Vorgang augenscheinlich in ähnlicher Weise, wie sie bei anderen Zellen unter Mitwirkung einer am äußeren Rande gegabelten Zellplatte zustande kommt. Ich erwähnte schon, daß man in der Ebene der Zellplatte unter der Membran der Zentralkapsel einen auf dem Querschnitt dreieckigen, nach innen keilartig zugeschärften Ring aus schwächer färbbarem Protoplasma findet. Es unterliegt, wie mir scheint, keinem Zweifel, daß die in späteren Teilungsstadien auftretende, die Zentralkapsel von der aboralen Seite her umfassende, scharfe Einkerbung durch den Zerfall dieses Protoplasmaringes entsteht, an dessen inneren Grenzflächen sich ein anfangs äußerst zartes, später aber zu einer derben Membran sich umgestaltendes Häutchen ausbildet. Dabei wandelt sich jedoch nie die Zellplatte in ihrer ganzen Ausdehnung direkt in eine Teilungsmembran um; im Gegenteil sah ich dieselbe nach Beginn der Durchschnürung nie mehr so scharf begrenzt wie früher, sondern nur nach und nach dringt an ihrer Stelle die Furche von außen her, nach dem oralen Pole zu fortschreitend, weiter in die Tiefe vor und bringt die jungen Zentralkapseln in dieser Ebene zum Auseinanderweichen[1]).

Daß die bei der Mitose von *Aulacantha* sich abspielenden späteren Teilungsvorgänge bei anderen Tripyleen unter einem ganz ähnlichen Bilde verlaufen, beweisen weitere Beobachtungen. So fand Schmidt ein mit zwei in Teilung begriffenen Zentralkapseln ausgestattetes Exemplar von *Castanidium moseleyi* Haeckel, das kurz vor der Trennung der Tochterkapseln stand. An den beiden Zentralkapseln, die sich im gleichen Zustande der Entwicklung befanden, ließen die Tochterkerne eine nach außen gerichtete Höhlung und innerhalb derselben alveolenfreies Protoplasma erkennen. Die feinere Struktur der Kerne war leider nicht erhalten geblieben. Zwischen den Tochterkernen zeigt die von Schmidt gegebene Abbildung (l. c., p. 268, Fig. A) eine von der aboralen Seite der Zentralkapsel her tief einschneidende Kerbe, die in der oralen Partie nur noch eine schwache Brücke zwischen den beiden Teilhälften bestehen läßt.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, bleiben die jungen Tochterkapseln am längsten mit dem oralen Teil unter einander im Zusammenhang. Schließlich erfolgt jedoch auch an dieser Stelle eine Trennung, und zwar bereits zu einer Zeit, wo die Kerne sich noch nicht einmal völlig abgerundet haben (vgl. Textfigur 89). Nur in einem einzigen Falle sah ich eine noch in Teilung begriffene Zentralkapsel, deren Kerne eine Ausnahme von dieser Regel darstellten, indem sie keine Spur einer Höhlung mehr aufwiesen. Aber hier scheint es mir fraglich, ob es überhaupt zu einer Trennung gekommen wäre, und dies nicht nur deswegen, weil trotz des

[1]) Bei der Betrachtung von Totalpräparaten kann leicht die scharfe Innenkante der Furche dem Beschauer eine die Zentralkapsel in der Ebene der Zellplatte durchsetzende, wohl entwickelte Membran vortäuschen; die genauere Untersuchung zeigt jedoch das Irrige dieser Annahme.

fortgeschrittenen Zustandes der Kerne die Furche noch ziemlich oberflächlich verlief, sondern auch wegen einer ungleichmäßigen Ausbildung der Teilhälften bei dem betreffenden Individuum.

Weiter oben wurde schon bemerkt, daß die bläschenartigen Einschlüsse im Endoplasma sich zur Zeit der Abflachung des Kernes, die die Bildung der Äquatorialplatte einleitet, zu einem Ring in der oralen Hälfte der Zentralkapsel zusammenlagern. Dieser Ring findet sich auch noch bei viel späteren Stadien erhalten. So zeigt der auf Taf. II, Fig. 11 abgebildete Schnitt denselben oberhalb der schon weit auseinander gerückten Tochterplatten. Im Verlauf der Durchschnürung der Zentralkapsel tritt jedoch eine Veränderung in diesen Verhältnissen ein, insofern, als die Bläschen sich unterhalb der Hauptöffnung, zwischen dieser und den Tochterkernen, in Gestalt einer einheitlichen, mehr oder minder dichten Masse ansammeln. Hierbei geschieht es nicht selten, daß einzelne Bläschen bis zwischen die radiären Lamellen der Hauptöffnung gelangen. Wesentlich abweichende Verhältnisse wurden nur bei einem Tier angetroffen, das, etwa auf einer Entwicklungsstufe stehend, wie sie die Textfigur 87 zeigt, nicht allein in der oralen Hälfte der Zentralkapsel eine ringförmige Ansammlung der in Rede stehenden

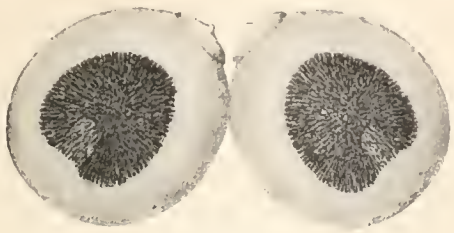


Fig. 89.

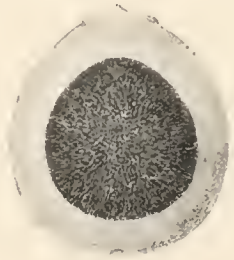


Fig. 90.

Bildungen besaß, sondern, entgegen jeder Regel, noch eine zweite im aboralen Teil der Kapsel aufwies. Beide Massen standen an einer Stelle durch dazwischen gelagerte andere im Zusammenhang. Bis dicht vor der Durchteilung der Zentralkapsel werden gelegentlich die Bläschen in ihrem Innern beobachtet; ich fand sie noch auf einem Stadium, das ungefähr der Figur 6 auf Tafel II entspricht. Hier hatten sich die betreffenden Gebilde zu einer an der oralen Seite bis an die Zentralkapselmembran herantretenden, nach der entgegengesetzten Seite spitz zulaufenden Anhäufung zusammengelagert, die, gegen das Endoplasma scharf abgegrenzt, sich nur von einzelnen in der Richtung nach der Hauptöffnung verlaufenden feinen Protoplasmazügen durchsetzt zeigte. Die Lamellen der Hauptöffnung endeten frei zwischen den Bläschenmassen. Nach Durchführung der Teilung habe ich in den jungen Tochterkapseln jedoch nie mehr die bläschenartigen Einschlüsse vorgefunden.

Nachdem die Tochterkapseln sich getrennt haben, verschwindet an den Kernen der letzte Rest der Einstülpung; sie runden sich völlig ab und nehmen damit die Gestalt des Mutterkernes an (Textfigur 90). Was die Struktur des jungen Tochterkernes in diesem Stadium betrifft, so zeigt dieser, entsprechend dem Bau der Kernplatten und ihren späteren Veränderungen, in seinen peripheren Partien radiär angeordnete Chromatinfäden, während die Kernmitte von zahllosen kleineren Partikeln erfüllt ist (Taf. II, Fig. 7).

Bereits vor der völligen Abrundung der Tochterkerne findet man an ihrer Oberfläche eine zarte Membran ausgebildet. Sie scheint jedoch nicht gleich in ihrer ganzen Ausdehnung zur Entstehung zu kommen, sondern zuerst an den nach außen gerichteten glatten Flächen der Kernplatten aufzutreten, während die einander zugekehrten Seiten noch längere Zeit eine scharfe Begrenzungslinie vermissen lassen.

Über die weiteren Umwandlungen der Struktur des jungen Tochterkernes, die schließlich zur Rückkehr desselben in das Ruhestadium führen, kann ich mit wenigen Worten hinweggehen; sie stellen eine Wiederholung der ersten Prophasen in umgekehrter Reihenfolge dar. Mehr und mehr verdicken sich die Chromatinfäden, es treten unregelmäßig geformte Anschwellungen und Verschmelzungen auf, auch die fein verteilten Chromatinmassen des Kernzentrums lagern sich zu größeren Partikeln zusammen und so entsteht zunächst das fein spongiöse Stadium. Aber dieser Zustand geht bald vorüber; allmählich wird das Balkenwerk des Chromatingerüstes immer dicker und weitmaschiger, die Struktur der zentralen Kernpartien immer gröber, bis endlich die für den ruhenden Aulacanthenkern charakteristischen Verhältnisse, von denen wir ausgingen, erreicht sind (Taf. II, Fig. 8). Der Kern zeigt nunmehr wieder das grob spongiöse Gerüstwerk mit im Wesentlichen radiärem Bau, das im Zentrum eine unregelmäßig begrenzte, dichter gelagerte Masse umschließt.

Auch aus der Reihe der Stadien, die zwischen dem Auseinanderweichen der Tochterplatten und ihrer Umgestaltung zu den Tochterkernen liegen, können für andere Tripyleen Beobachtungen angeführt werden, die die bei *Aulacantha* gemachten Funde bestätigen und ergänzen. So beobachtete ich während meiner Untersuchungen in Neapel einmal die innere Skelettkugel einer Cannosphaeridenart, wahrscheinlich *Coelacantha anchorata* R. Hertwig, deren Zentralkapsel in Durchschnürung begriffen war. Die jungen Tochterkerne befanden sich in Rekonstruktion und hatten die uns von *Aulacantha* her bekannte tiefe Schüsselform angenommen. Das Stadium entsprach dem in Textfigur 87 dargestellten Entwicklungszustande.

Spätere Zustände, wie sie bei *Aulacantha* den Vorgang der Mitose abschließen, hat Haecker auch bei den sich rekonstruierenden Tochterkernen anderer Formen beobachtet. Bei *Aulosphaera* sah er den jungen Kern nicht wesentlich verschieden von dem auf meiner Taf. II, Fig. 7 dargestellten gebaut. In anderen Fällen, so bei *Aulographis pandora* und bei *Planktonetta*, zeigten die Chromatinfäden eine im Ganzen parallele Lagerung. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung tritt dann an die Stelle der Fadenstruktur schließlich der für die einzelnen Formen charakteristische Zustand des ruhenden Kernes.

Die bläschenförmigen Einschlüsse des Endoplasmas.

Schon wiederholt war im Vorstehenden die Rede von eigenartigen bläschenähnlichen Bildungen, die zur Zeit der ersten Längsspaltung der Kernsegmente in einem Teil der Alveolen des Endoplasmas auftreten. Ich bemerkte bezüglich dieser Gebilde, von denen ich eine genauere Schilderung schon gab, daß sie sich im Verlauf der Vorgänge zu einem Ring in der oralen Hälfte der Zentralkapsel vereinigen und später eine einheitliche Masse unterhalb der Hauptöffnung bilden.

Dabei war jedoch hervorzuheben, daß das Vorkommen dieser Einschlüsse bei den auf die Längsspaltung des Chromatinfadens folgenden Stadien durchaus kein regelmäßiges ist, daß dieselben hier vielmehr in der Mehrzahl der Fälle vermißt werden, während sie zur Zeit der Spaltung, wie es scheint, nie fehlen. Es wäre nunmehr noch der Frage näher zu treten, welches die Natur, die Herkunft und das Schicksal dieser Bildungen sein mag.

Karawaiew, der diese Einschlüsse bereits beobachtet hat, beschränkt sich darauf, ihr Vorkommen festzustellen, indem er bemerkt, daß ihre Bedeutung ihm unbekannt geblieben sei. Auch ich muß bekennen, daß ich mich vergeblich bemüht habe, Sicheres über diese Bildungen in Erfahrung zu bringen, also nur Vermutungen hier zu äußern vermag.

Als zweifellos sehe ich zunächst an, daß die Bläschen einen selbsterzeugten Bestandteil, ein Produkt des Organismus, darstellen. Als feststehend glaube ich auch annehmen zu dürfen, daß es sich bei denselben nicht um »Zellen« handelt, wie Karawaiew dies einmal andeutet; ihr Verhalten scheint mir entschieden gegen diese Ansicht zu sprechen.

Bei der Frage nach der Herkunft und Entstehung der Bläschen kann nur der Kern und das Endoplasma in Betracht kommen. Daß die Einschlüsse aus losgelösten Teilen des ersteren entständen, darf wohl nicht angenommen werden, denn in diesem Falle wäre zu erwarten, daß sie sich zunächst nur in den mehr zentral gelegenen Partien des Endoplasmas zeigten, während man sie in Wirklichkeit gleichzeitig in diesen und den peripherischen auftreten sieht. Wollte man den Kern als Ursprungsstätte ansehen, so müßte man schon an Materialien denken, die in gelöster Form die Kernmembran passierten. Abgesehen von der Herkunft der stofflichen Grundlagen steht das Eine fest, daß für die Einschlüsse in der beobachteten Gestalt das Endoplasma mit seinen Alveolen die Bildungsstätte ist.

Erwähnung verdient noch die Tatsache, daß zwischen den Bläschen und den in den Alveolen sich findenden »Fettkörnchen« eine Beziehung dergestalt, daß die letzteren beim Auftreten jener verschwänden, nicht besteht. Vielmehr trifft man beide Bildungen neben einander innerhalb derselben Zentralkapsel an, nur habe ich nicht bemerkt, daß beide Arten von Einschlüssen auch in einer und derselben Alveole vorkommen.

Mit einiger Wahrscheinlichkeit dürfte sich nach den bisherigen Beobachtungen auch über das Schicksal der Einschlüsse urteilen lassen. Wie schon weiter oben ausgeführt wurde, verschwinden die Bläschen zu ganz verschiedener Zeit: bald sind sie schon während der Abflachung des Kernes, wie sie bei der Bildung der Äquatorialplatte beobachtet wird, nicht mehr nachzuweisen, bald trifft man sie noch kurz vor der Durchteilung der Zentralkapsel in ihrem Innern an, wohingegen sie jedoch in jungen Tochterkapseln gleich nach ihrer Trennung nie vorgefunden wurden.

Von den beiden Möglichkeiten, auf die sich das Verschwinden der Einschlüsse zurückführen ließe, daß sie nämlich entweder aufgelöst oder von der Zentralkapsel nach außen entleert werden, halte ich die letztere für die wahrscheinlichere. Für diese Annahme spricht zunächst einmal ihre Anhäufung in der Nähe der Hauptöffnung, also an der Stelle, an welcher einzig und allein eine Ausstoßung möglich erscheint. Vielleicht stammt der in Fig. 10, Taf. II dargestellte Teil eines Schnittes, bei dem sich von der Hauptmasse der Bläschen einzelne Ballen

abgelöst und der Astropyle mehr genähert haben, von einem in der Entleerung seiner Endoplasmaeinschlüsse begriffenen Individuum her. Noch überzeugender sind Befunde, wie sie bei dicht vor der Trennung der Tochterkapseln stehenden Aulacanthen erhalten wurden, bei denen die Bläschen unmittelbar unter der Hauptöffnung, und zum Teil sogar zwischen den Lamellen derselben gelagert, angetroffen wurden.

Man sollte wohl schon von vornherein erwarten dürfen, daß die Ausstoßung so großer Massen auch eine Verringerung des Volumens der Zentralkapsel zur Folge hätte und da tatsächlich der Durchmesser der letzteren bei denjenigen Exemplaren, denen die Einschlüsse fehlen, nicht unbedeutend geringer ist, als in den Fällen, wo solche vorhanden sind[1]), so dürfte sich in dieser Tatsache eine weitere Stütze für unsere Annahme bieten.

Den sichersten Beweis für die Ausstoßung der Bläschen würde ihre Auffindung im Extracapsularium bilden. In der Tat beobachtete Karawaiew in einigen Fällen »in der Nachbarschaft des Phaeodiums Massen von zusammengedrängten Bläschen (von einem Durchmesser 0,003—0,0035 mm) mit dünner lichtbrechender, aber wegen der Schrumpfung undeutlich begrenzter Membran. Manchmal schien es, daß zwei oder drei Bläschen zusammen in eine sekundäre Membran eingeschlossen wären. Es färbten sich weder die Membran der Bläschen noch ihr Inhalt«. Diese Angaben treffen so gut für die Einschlüsse des Endoplasmas zu, daß man schwerlich umhin kann, eine Beziehung zwischen beiden Bildungen anzunehmen. Auch Karawaiew spricht schon von einer »gewissen Ähnlichkeit« zwischen denselben. Ich selbst habe die erwähnten Bläschen im Exoplasma nicht beobachtet, da ich größtenteils isolierte Zentralkapseln geschnitten habe, die die Möglichkeit einer genaueren Orientierung boten. Gegen die Identität der intra- und extrakapsularen Bläschen würde es meines Erachtens nicht sprechen, wenn Karawaiew die letzteren, wie es augenscheinlich der Fall ist, bereits bei sehr frühen Kernzuständen, also schon zur Zeit der Spaltung des Chromatinfadens, oder gar noch eher, angetroffen hat. Im ersteren Falle könnten die Bläschen gleich nach ihrer Entstehung aus der Zentralkapsel entleert worden sein. Dann müßte man sie im intrakapsularen Protoplasma vermissen, was nach Karawaiews Angaben auch gelegentlich der Fall sein soll. Oder aber es könnte die Möglichkeit bestehen, daß die im Exoplasma gefundenen Bläschen bereits von dem mütterlichen Tier ausgeschieden worden und bei der Teilung auf das betreffende Individuum übergegangen waren. Dadurch würde sich alsdann ein eventuelles Vorkommen derselben bei frühen, der Spaltung des Chromatinfadens voraufgehenden Stadien befriedigend erklären lassen.

Nach alle dem Gesagten möchte ich die Bläschen für eigentümliche geformte Stoffwechselprodukte halten, und zwar für Ausscheidungen, die sich während der Teilung, in einer bestimmten Periode, in der die Umsetzungen im Körper des Tieres vielleicht besonders lebhafte sind, bilden, und die sich zunächst in Alveolen des Endoplasmas ablagern, um dann späterhin ausgestoßen zu werden. Wo sich dieser letztere Vorgang nicht schon früher abgespielt hat, scheint sich

[1]) Dieser Größenunterschied tritt deutlich bei einem Vergleich der Figuren 10 und 11 auf Tafel II mit den entsprechenden, gleichaltrigen Stadien Fig. 1 und 2 der gleichen Tafel hervor. Bei den Textfiguren ist zugunsten eines gleichmäßigeren Aussehens die Verschiedenheit der Größe nicht zum Ausdruck gebracht worden.

das Tier der Einschlüsse stets bei Gelegenheit der Durchtrennung seiner Zentralkapsel zu entledigen; hierauf deutet ihr Fehlen in jungen Tochterkapseln hin.

Auch bei Haecker (l. c., p. 543, Anmerkung 1) findet sich eine kurze Notiz über die bläschenförmigen Einschlüsse. Danach wurden diese Gebilde »sehr häufig bei allen untersuchten Aulacanthiden« beobachtet, »und zwar nicht bloß in den Prophasen der Teilung, in welchen sie von Borgert hauptsächlich festgestellt wurden, sondern nicht selten auch im „Ruhestadium" der Zentralkapsel«. Diese Gebilde sollen nach Haecker »eine große Ähnlichkeit mit gewissen Formen der bei Collodarien und Sphaerellarien regelmäßig vorkommenden Konkretionen« zeigen. Über ihre Natur gibt Haecker an, daß er sie »in Übereinstimmung mit Borgert als Ausscheidungsprodukte oder, besser vielleicht, als Reservestoffe« betrachten möchte.

Ich selbst habe früher darauf hingewiesen, daß sie vielleicht gut verglichen werden könnten mit den von Rhumbler (**1894**) bei *Saccammina sphaerica* M. Sars beobachteten und als Produkt der regressiven Protoplasmametamorphose gedeuteten Körperchen. Die betreffenden Gebilde zeigen ein blasses Aussehen und besitzen bei einer Größe von 0,0015—0,0046 mm eine kugelige Gestalt. Nach den Abbildungen, die Rhumbler (l. c., Taf. 24, Fig. 85 und 89) gibt, scheint es hin und wieder, als ob dieselben noch ein dunkleres zentrales Körperchen umschlössen. Gelegentlich findet man die Exkretkörnchen von *Saccammina* zu größeren Ballen vereinigt, die in Alveolen der Sarcode eingelagert sind, und zwar scheint diese Art des Auftretens auch hier an ganz bestimmte Kernstadien gebunden zu sein. Später verschwinden die Haufen von Exkretkörnchen aus dem Weichkörper; sie werden, wie Rhumbler feststellen konnte, nach außen entleert.

Ich möchte in diesen Angaben, die in mehrfacher Beziehung eine Übereinstimmung zwischen den Protoplasmaeinschlüssen von *Aulacantha* einerseits und *Saccammina* andererseits erkennen lassen, eine Stütze für meine Ansicht über diese Gebilde bei ersterer Form erblicken.

Die Öffnungen der Zentralkapselmembran in ihrem Verhalten bei der Teilung unter mitotischer Kernhalbierung.

(Hierzu Tafel X, Figur 1 bis 8.)

Untersucht man nach Ablauf der Teilungsvorgänge, und nachdem der Kern wieder in den Ruhezustand zurückgekehrt ist, das junge Tochtertier, so findet man, daß seine Organisation in allen Teilen derjenigen des mütterlichen Individuums gleich ist. Dieses Ziel wird nun nicht etwa durch eine einfache Teilung aller Körperbestandteile und Verteilung der Hälften auf die beiden sich bildenden Sprößlinge erreicht, vielmehr bedarf es auch gewisser Neubildungen. Hierbei sind vor allen Dingen die **Nebenöffnungen** zu nennen, von denen nach dem Gesagten schon vorauszusetzen ist, daß bei der Durchschnürung der Zentralkapsel je eine auf die Tochterkapseln übergeht. Das würde zur Folge haben, daß zwecks Wiederherstellung des früheren Zustandes bei beiden Tochterindividuen die Ausbildung je einer neuen Parapyle nötig ist.

Schon zu der Zeit, da sich der Kern zur Bildung der Äquatorialplatte vorbereitet, indem er sich zu einem, nach Art einer Linse abgeflachten Körper umformt (vgl. Taf. I, Fig. 8), ja, vielleicht sogar noch früher, wenngleich mir hier ein sicherer Nachweis nicht gelang, tritt die erste Anlage zweier neu entstehenden Nebenöffnungen auf. Die Lage derselben ist aus den Figuren 8 und 9 der Tafel I sowie Fig. 1 und 2 der Tafel II ersichtlich[1]). Sie ist regelmäßig die gleiche und die bei den Abbildungen hervortretende Verschiedenheit ist nur eine Folge davon, daß die beiden ersteren Figuren die betreffenden Schnitte von der aboralen Seite gesehen zeigen, während bei den zwei anderen Figuren die Darstellung von der oralen Seite her erfolgt ist. Die beiden primären Nebenöffnungen würde man in einem dem aboralen Pole näher gelegenen Querschnitt in kreuzweiser Lage zu den in Bildung begriffenen jungen Parapylen zu suchen haben, welch letztere etwa gleich weit vom oralen und aboralen Pole entfernt, also ungefähr im Äquator der Zentralkapsel, zur Ausbildung gelangen.

Die junge Parapyle erscheint in den ersten Stadien ihrer Entstehung in Gestalt eines minimalen, etwa hutförmigen Körperchens von 1—1,5 μ im Durchmesser, das entweder dicht unter der Zentralkapselmembran oder in einiger Entfernung von derselben in das Endoplasma eingelagert ist. Die nächste Umgebung des Körperchens zeichnet sich außer durch das Fehlen von Alveolen sowie geringere Färbbarkeit hin und wieder auch schon durch den Beginn einer radiären Anordnung der Protoplasmateilchen aus, die aber erst in späteren Stadien deutlicher in die Erscheinung tritt. Mit Eisenhämatoxylin läßt sich das Körperchen intensiv schwarz färben und man erkennt alsdann gelegentlich in der Mitte desselben einen schmalen helleren Spaltraum, der den Eindruck erweckt, als ob die Bildung aus zwei symmetrischen Hälften zusammengesetzt ist. Wo das Körperchen vom Endoplasma rings umgeben war, fand ich seine Achse öfters unter schiefem Winkel gegen die Oberfläche der Zentralkapsel geneigt (Taf. X, Fig. 1).

Bald nach seiner Entstehung tritt das Körperchen, das, wie ich schon jetzt bemerken will, die Anlage des Bulbus der Nebenöffnung darstellt, in bestimmte Beziehungen zur Zentralkapselmembran. Nachdem das Hütchen zunächst fest an die letztere herangerückt ist (Taf. X, Fig. 2), entfernt es sich wieder von ihr, wobei es jedoch mit seinem Rande mit der Zentralkapselmembran in Verbindung bleibt. Dieser Zusammenhang wird durch eine ringförmig ausgebildete Membran vermittelt, die zunächst ein kurzes, bei dem weiteren Zurücktreten des Bulbus sich aber verlängerndes, röhrenförmiges Zwischenstück zwischen diesem und der Zentralkapselmembran darstellt (Tafel X, Fig. 3 und 4). Am äußeren (in der Figur oberen) Rande zeigt das Rohr eine deutliche Verdickung seiner Wandung.

Während dieser Vorgänge hat sich in dem von dem zylindrischen Aufsatz des Bulbus umgrenzten Teile der Zentralkapselmembran eine Verringerung ihrer Dicke vollzogen. Die Dickenabnahme ist jedoch keine gleichmäßige, sondern sie ist in der Mitte am stärksten, wo es schließlich zu einer Durchbrechung kommt. Die entstandene Öffnung, deren Rand eine bis-

[1]) Die betreffenden Stellen, die bei den beiden Figuren der Tafel I oben rechts und unten links am Rande der Zeichnung zu suchen sind, während sie sich bei den erwähnten beiden anderen Bildern umgekehrt, oben links und unten rechts finden, verraten sich dem Beschauer leicht durch den alveolenfreien, etwas aufgehellten Parapylenhof. In ihm erscheint peripher die junge Nebenöffnung als kleiner dunklerer, mehr oder minder deutlich hervortretender Punkt.

weilen nicht unbeträchtliche Verdickung besitzt (Taf. X, Fig. 5 und 6), vergrößert sich im weiteren Verlaufe, während gleichzeitig wieder eine geringe Annäherung des Bulbus an die Zentralkapselmembran infolge von Verkürzung des Zwischenstückes stattfindet. Außerdem bemerkt man, daß nicht nur die Größe des Bulbus zugenommen hat, sondern daß auch seine äußere Form eine etwas andere geworden ist, indem sie sich der Kugelgestalt mehr genähert hat.

Inzwischen scheint sich auch schon der Öffnungskegel angelegt zu haben. Nach allem, was ich gesehen habe, möchte ich glauben, daß derselbe aus einem dem Bulbus entspringenden Fortsatz hervorgeht, der in den späteren Entwicklungsstadien an der nach außen gerichteten Seite des Bulbus sichtbar wird und bis in das Innere des letzteren zu verfolgen ist (Taf. X, Fig. 5 und 6). Damit ist die Parapyle in allen ihren Teilen angelegt und es bedarf nur noch einer geringen Erweiterung der Öffnung in der Zentralkapselmembran sowie des Hervortretens des Öffnungskegels über die Oberfläche derselben, um der jungen Bildung in allem Wesentlichen das Aussehen der alten zu verleihen.

Die Verkürzung des den Bulbusrand mit der Zentralkapselmembran verbindenden röhrenförmigen Zwischenstückes kann so weit fortschreiten, daß es zu einem vollständigen Verschwinden desselben kommt und der Bulbus bis unmittelbar an die Membran der Zentralkapsel heranrückt (Textfigur 20, Seite 20). Sehr oft bleiben jedoch Reste der erwähnten Bildung bestehen und bewirken ein etwas abweichendes Aussehen (Tafel X, Fig. 7 und 8).

Hinsichtlich der Beziehungen zwischen den Entwicklungsphasen der Nebenöffnungen und denen des sich teilenden Kernes sei hier erwähnt, daß der in Figur 2 auf Tafel X dargestellte Zustand etwa zur Zeit der Äquatorialplatte erreicht wird. Nach Trennung der Tochterplatten findet man die jungen Parapylen ungefähr auf der Stufe von Figur 3, während die in den übrigen Abbildungen bis Figur 6 wiedergegebenen Stadien auf die in Rekonstruktion begriffenen Tochterkerne entfallen. Vollkommen angelegt und wahrscheinlich auch schon funktionsfähig fand ich die jungen Nebenöffnungen bereits in der Übergangszeit zum fein spongiösen Zustand des Kerngerüstes, wie er auf das in Fig. 7, Taf. II dargestellte Stadium folgt. Nach Rückkehr des Kerns in den ruhenden Zustand ist kaum noch ein Unterschied zwischen der vom Muttertier übernommenen und der neu gebildeten Parapyle zu bemerken.

Was den Bau der ausgebildeten Nebenöffnung betrifft, so habe ich dem früher Gesagten nur noch Weniges hinzuzufügen. Bezüglich des Öffnungshalses ist auf eine kleine Abweichung gegenüber den Darstellungen R. Hertwigs hinzuweisen, in dessen Abbildungen (**1879**, Taf. X, Fig. 7) dieser Teil als ein dünnwandiger, röhrenförmiger Aufsatz auf der Oberfläche der Zentralkapsel erscheint. Diesen Eindruck erhält man tatsächlich häufig, wenn man von oben her auf die Nebenöffnung sieht. Bei dem Material von *Castanidium*, das mir für frühere Untersuchungen (**1891**) zur Verfügung stand und bei dem sich fast in allen Fällen die Zentralkapselmembran an den Nebenöffnungen abgehoben hatte, war ich zu einer ähnlichen Auffassung wie Hertwig gekommen. Bei *Aulacantha*, auf deren Nebenöffnungen sich auch die beiden erwähnten Abbildungen Hertwigs (l. c., Taf. X, Fig. 7) beziehen, unterliegt es jedoch keinem Zweifel, daß der Öffnungshals von einer Verdickung der Membran gebildet wird, vergleichbar derjenigen, wie sie sich in geringem Grade und, ohne eine äußere Erhebung auf der Membranoberfläche zu bilden, auch im Umkreis der

Hauptöffnung findet. Infolge individueller Verschiedenheiten erscheint bei der Parapyle diese Verdickung bald als gelinde Anschwellung, die eine kaum merkliche Erhebung der Außenfläche bewirkt (Taf. X, Fig. 8), bald ruft sie das Bild eines kleinen Hügels mit allmählich abfallenden Böschungen oder einen kraterähnlichen Eindruck hervor (Taf. X, Fig. 7); in noch anderen Fällen endlich kommt es zur Entstehung einer niedrigen, mehr ring- oder röhrenartigen Umwallung in der Umgebung des Öffnungskegels (vgl. Textfigur 20, Seite 20). Bei den Nebenöffnungen von *Castanidium* werden bei der weitgehenden Übereinstimmung im Bau dieser Gebilde, wie ich vermute, die Verhältnisse ganz ähnlich liegen.

Der Bulbus besitzt bei den Parapylen von *Aulacantha* eine etwas mehr als halbkugelige Gestalt, oder er ist von schwach länglich runder Form, wobei seine kürzere Achse senkrecht zur Oberfläche der Zentralkapsel steht. Der Durchmesser des Bulbus beträgt hier im Maximum 6 μ und erreicht somit nur die Hälfte der bei *Castanidium variabile* beobachteten Größe dieses Gebildes. An der dem Öffnungskegel entgegengesetzten Seite bemerkte ich häufig, auch schon in jüngeren Stadien, einen runden helleren Fleck, den ich für eine Öffnung zum Durchtritt des Endoplasmas in den Bulbus, und weiterhin in den Öffnungskegel, halten möchte. Eine größere Zahl derartiger Poren, wie ich sie beispielsweise bei *Castanidium* gefunden habe, konnte ich bei *Aulacantha* nicht nachweisen; selbst die eine Öffnung war nur in vereinzelten Fällen deutlich zu erkennen, doch dürfte das Vorhandensein eines derartigen Kommunikationsweges in allen Fällen wohl als wahrscheinlich angenommen werden.

Der Öffnungskegel, in den sich der Bulbus nach außen zu fortsetzt, läßt in seinem Innern einen Kranz von feinen Fibrillen erkennen. Diese verlaufen vom Bulbus her nach der Spitze des Kegels. Ihre Zahl ist bedeutend geringer als bei *Castanidium variabile* und dürfte 15 kaum übersteigen.

Hinsichtlich der Beteiligung der beiden Kapselmembranen, der Ekto- und Endocapsa, an der Bildung der Nebenöffnungen liegt die Sache augenscheinlich etwas anders, als Hertwig annimmt. Nach Ansicht des genannten Forschers soll der Öffnungshals dadurch zustande kommen, daß die äußere Membran eine mehr oder minder hohe, ringförmige Erhebung bildet, an deren oberem Rande sie sich umschlägt, um in Gestalt eines feinen Häutchens die Innenseite des Kragens auszukleiden und am Grunde desselben mit der inneren Membran zu verwachsen. Wie ich schon ausführte, dürfte das ganze Gebilde dagegen als eine einfache Verdickung der Membran, und zwar der äußeren Schicht, der derberen Ektocapsa, aufzufassen sein.

Für einen Teil der Endocapsa halte ich das in gewissen jungen Stadien der Parapyle stark entwickelte, später aber bis auf einen kleinen Rest oder gänzlich sich zurückbildende Zwischenstück, das den Rand des Bulbus mit dem Innenrand des Öffnungshalses verbindet und das die Hülle des Bulbus als eine Einstülpung dieser Membran erscheinen läßt.

An der Bildung des Öffnungskegels scheint mir weder die Ektocapsa, wie Haeckel vermutet, und wie ich selbst früher angenommen habe, beteiligt zu sein, noch auch die Ansicht Hertwigs zuzutreffen, wonach dieser Teil eine direkte Erhebung der inneren Membran darstellt, vielmehr vermute ich nach den Befunden an *Aulacantha*, daß der Kegel erst sekundär aus dem Bulbus hervorgeht.

Die radiäre Streifung unterhalb der Nebenöffnungen ist bei jungen Entwicklungszuständen derselben nur die Folge einer strahligen Anordnung der Plasmawaben, bzw. ihrer Wandungen in der Umgebung des Bulbus. Späterhin findet man hier zahlreiche feine Fibrillen entwickelt, die einerseits bis an die Oberfläche des Bulbus zu verfolgen sind, auf der anderen Seite sich in dem Endoplasma verlieren.

Schon früher habe ich einmal die Möglichkeit hervorgehoben, daß es sich bei diesen Bildungen um kontraktile Fasern handle, deren Zusammenziehung ein Zurücktreten der Nebenöffnung von der Oberfläche, und damit ein stärkeres Ausströmen des intrakapsularen Protoplasmas, bewirke. Damals habe ich jedoch diese Annahme verworfen, da ich Gründe zu haben glaubte, an ihrer Richtigkeit zu zweifeln. Nach meinen neueren Untersuchungen will es mir dagegen scheinen, als ob die Tatsachen doch sehr zugunsten der erwähnten Auffassung sprechen.

Allerdings ist für die sichere Entscheidung dieser und anderer den Bau oder die Funktion der Nebenöffnungen betreffenden Fragen *Aulacantha scolymantha* nicht das geeignetste Untersuchungsobjekt, denn, wenngleich bei der genannten Form die Parapylen nicht gerade als klein zu bezeichnen sind, so besitzen doch viele andere Arten bedeutend größere Nebenöffnungen, deren Untersuchung weniger mühsam ist.

Das Verhalten der **Hauptöffnung** bei der Teilung ist in wenigen Worten geschildert. Am oralen Pole der Zentralkapsel gelegen, wird sie bei der Durchschnürung derselben schließlich ebenfalls in zwei Hälften zerlegt, von denen je eine auf die beiden Tochterkapseln entfällt. Dort entwickelt sich dann jede zu einer neuen Hauptöffnung.

Der Zeitpunkt, auf welchem die Teilung der Astropyle stattfindet, ist ein sehr später. Bis zu dem Auftreten der Teilungsfurche ist keine Veränderung in dem Aussehen der Hauptöffnung bemerkbar, der Öffnungshof, das Operculum, stellt nach wie vor einen gewölbten Deckel auf einem kreisförmigen, mit verdicktem Rande versehenen Ausschnitt in der Kapselmembran dar. Erst wenn die Furche mehr in die Tiefe gedrungen ist, ändern sich diese Verhältnisse. Die Veränderung besteht darin, daß an den Seiten in der Ebene der Teilungsfurche der Rand des Deckels eine Verschiebung nach der aboralen Seite zu erfährt. So geht die runde Form des Deckels in eine mehr viereckige über. Im Zusammenhange mit diesen Veränderungen bleibt auch der Rand des Operculums nicht in einer und derselben Fläche, sondern die in der Teilungsebene zusammenstoßenden Hälften erscheinen schließlich fast unter einem rechten Winkel gegeneinander geneigt (Textfigur 88, Seite 91). Am Rande des Deckels zeigt die Kapselmembran wie früher die charakteristische Verdickung.

Bei dieser Umgestaltung der äußeren Erscheinung bleibt jedoch die Öffnung in der Mitte des Operculums noch immer in Gestalt einer einfachen kurzen, kegelförmigen Erhebung bestehen, und ebenso behalten die Lamellen unter dem Öffnungsdeckel ihre radiäre Anordnung um den Mittelpunkt bei. Erst ganz zum Schluß, wenn die Durchschnürung auch den oralen Teil ergriffen hat, ordnen sie sich um zwei neue Zentren an, in denen die neuen Öffnungen sich bilden.

Die Hauptachsen der beiden jungen Tochterkapseln zeigen infolge dieses Verlaufes der Teilung keine parallele Lage, sondern sie bilden in den letzten Phasen einen annähernd rechten Winkel mit einander.

Zur Zeit der Durchtrennung sieht man die Tochterkapseln in entgegengesetztem Sinne zu einander gedreht, in der Weise, daß bei der einen die Hauptöffnung mehr nach vorn, bei der andern mehr nach hinten gerichtet erscheint. In Textfigur 89 auf Seite 93 ist dieses Verhalten nicht besonders zum Ausdruck gebracht worden. Es sei dazu bemerkt, daß diese Verhältnisse offenbar nicht die Folge einer einfachen Drehung der ganzen Zentralkapseln darstellen, sondern auf die Achsenverschiebung zurückzuführen sind, wie sie die kreuzweise Stellung der beiden Parapylenpaare an den Tochterkapseln bedingt. Da bei den einzelnen Arten der Zentralkapselteilung in diesem Punkte Verschiedenheiten bestehen, so werde ich auf den Gegenstand noch einmal in dem Kapitel über die Lagebeziehungen der einzelnen Teilungsebenen bei aufeinanderfolgenden Teilungsprozessen zurückkommen.

Teilung der extrakapsularen Körperbestandteile.

Die außerhalb der Zentralkapsel gelegenen Partien des Körpers von *Aulacantha* spielen bei der Teilung nur eine untergeordnete, mehr passive, Rolle. Nachdem die Tochterkapseln sich getrennt, rücken dieselben auseinander und bilden, wie es früher die Mutterkapsel getan, jede für sich ein besonderes Zentrum für die anderen Körperbestandteile. Diese sondern sich in zwei gleiche Hälften und gruppieren sich um die beiden neuen Mittelpunkte herum. Dabei handelt es sich nicht allein um die extrakapsularen Protoplasma- und Gallertmassen, sondern auch die als Phaeodium bezeichnete Einlagerung wird in zwei Haufen geschieden, deren jeder mit einer der beiden Tochterkapseln in die charakteristischen Lagebeziehungen tritt. Ebenso unterliegen auch die Bestandteile des Skeletts einer Verteilung auf die beiden sich bildenden Tochterindividuen; die Radialstacheln, wie die Tangentialnadeln, verteilen sich auf zwei Gruppen, deren jede eine der jungen Zentralkapseln zum Mittelpunkt hat. Der Verlauf dieser Teilungsvorgänge ist jedoch ein ganz allmählicher. Ehe es zur Trennung der beiden Individuen kommt, nimmt der Körper der *Aulacantha* zunächst eine länglich runde Form an. Die beiden Zentren bilden sich aus und im weiteren Verlauf tritt alsdann eine deutlichere Sonderung der Hälften ein, indem dieselben sich mehr abrunden, um schließlich in Gestalt zweier kleinerer Kugeln auseinander zu fallen.

Da bei der Teilung die Zahl der Radialstacheln und ebenso die der Tangentialnadeln für das einzelne Individuum eine Reduktion auf die Hälfte erfährt, so erwächst der jungen *Aulacantha* die Aufgabe, den Bestand ihrer Skelettstücke bis zur nächsten Teilung durch Neubildung möglichst zu verdoppeln. Das geschieht nun, wie ich das schon weiter oben in dem Kapitel über das Skelett der Tripyleen (Seite 54ff.) auf Grund meiner früheren Beobachtungen darlegte, in der Weise, daß sich die erste Anlage der Hartgebilde als eine häutige Ausscheidung des Protoplasmas darstellt, die, zunächst weich und elastisch, späterhin durch Einlagerung von Kieselsäure zu jenem Grade von Härte und Festigkeit gelangt, wie er charakteristisch für das fertige Gebilde ist. Zwischen völlig verkieselten, ganz starren Stacheln findet man nämlich vereinzelt andere, die sich vor jenen durch ihre hochgradige Elastizität auszeichnen, die, ohne zu zerbrechen, eine starke Biegung oder selbst Knickung ertragen und die nach

Aufhören des Druckes wieder ihre gewöhnliche gerade Gestalt annehmen. Daß dieser Verlauf nicht nur für die Formen zutrifft, die, wie *Aulacantha*, ein aus einzelnen Stücken bestehendes Skelett besitzen, sondern eine festgefügte einheitliche Schale, wurde auch schon von mir erwähnt. Ebenso wies ich bei früherer Gelegenheit bereits auf die Unterschiede hin, die in dem Grad der Verkieselung unter den einzelnen Tripyleenfamilien bei dem voll entwickelten Skelett zu beobachten sind. So scheinen manche Formen (Tuscaroriden, Circoporiden) in ihrer Schalenwandung besonders beträchtliche Beimengungen organischer Substanz zu bewahren.

Anders als bei denjenigen Formen, deren Skelett aus lose zusammengefügten Teilen besteht (Haeckels *Phaeocystina*) und infolgedessen eine Zerlegung in zwei, den Tochterindividuen gleichzeitig mit den halbierten Weichkörpermassen zufallende Hälften möglich macht, gestalten sich die Dinge dort, wo ein einheitliches festes Gehäuse vorhanden, das einer Teilung nicht zugänglich ist. Dies trifft also in erster Linie für die *Phaeogromia*, d. h. für die Challengeriden, Tuscaroriden, Circoporiden, Medusettiden und Castanelliden zu. Hier bietet die Schalenmündung die Möglichkeit zur Auswanderung des einen oder beider Sprößlinge, die nackt zutage treten und nun außerhalb der mütterlichen Schale eine neue bilden[1]). Wo, wie bei *Planktonetta*, die Schalenmündung durch ein Diaphragma verschlossen ist, wird dieses resorbiert, um freie Bahn für die austretenden Weichkörperteile zu schaffen[2]). Die *Phaeoconchia* endlich schließen sich den Phaeocystinen insofern an, als bei ihnen eine Durchteilung der Schale erfolgt. Dabei wird das zweiklappige Skelettgebilde entlang der Naht in zwei Hälften zerlegt, deren jede die fehlende Partie durch Neubildung ergänzt. Diesen Verlauf konnte ich bei Conchariden feststellen[3]); ob er auch den anderen mit ihnen zu den Phaeoconchien gehörenden Formen eigen ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Endlich wäre auch noch zu erwähnen, daß nicht immer auf die Zweiteilung der Zentralkapsel auch eine solche des übrigen Weichkörpers, d. h. die Zerlegung des mütterlichen Organismus in zwei Tochterindividuen erfolgt, daß vielmehr infolge wiederholter Kapselteilungen Zustände mit einer mehr oder minder großen Zahl von Zentralkapseln in dem einheitlich bleibenden Weichkörper entstehen. Auf diese Erscheinungen wird später noch zurückzukommen sein.

Bemerkungen zur Mitose der Tripyleen.

Die Besonderheiten, die die Mitose der Tripyleen — speziell von *Aulacantha* — darbietet, habe ich früher schon (**1900**, p. 241 ff.) eingehender besprochen, so daß ich hier wohl auf diese Ausführungen verweisen darf. Nur auf einige Punkte möchte ich an dieser Stelle noch einmal zurückkommen.

Zunächst sei der Art der Verteilung der Chromosomen auf die Tochterplatten gedacht. Haecker hegt Bedenken gegen die von mir gegebene Darstellung, nach der — ich zitiere Haecker — »es sich bei der Bildung der Tochterplatten von *Aulacantha* nicht, wie bei den typischen Mitosen, um eine Verteilung der Spalthälften, sondern um ein Auseinanderweichen der ganzen Chromosomen handle. Es würde also, um die von Weismann

[1]) Vgl. A. Borgert **1911b**, p. 426 und 427.
[2]) Vgl. V. Haecker **1908**, p. 302 und 303; Tafel LIX, Fig. 459.
[3]) Vgl. A. Borgert **1907**, p. 201.

eingeführte Nomenklatur anzuwenden, die Teilung von *Aulacantha* keine Äquations-, sondern eine Reduktionsteilung sein«. Haecker fährt dann fort: »Zu dieser Annahme sah sich »Borgert durch den Umstand veranlaßt, daß die längsgespaltenen Chromosomen nicht sämtlich »mit ihrer ganzen Länge in eine Ebene (Äquatorebene der Teilungsfigur) zu liegen kommen, »sondern nur mit einem Ende in die eigentliche Äquatorialplatte tauchen, mit einem größeren »Abschnitte dagegen senkrecht vom Äquator abstehen. Ungefähr die Hälfte der Chromosomen »befindet sich dabei auf der einen, die Hälfte auf der anderen Seite des letzteren, so daß sie »also im Ganzen eine parallele Anordnung und dabei von vornherein eine Verteilung auf zwei »Gruppen zeigen. Borgert glaubte nun, daß sich aus dieser Orientierung Schwierigkeiten für »die Annahme einer Verteilung der Spalthälften ergeben, und er nahm daher ein einfaches »Auseinanderweichen der beiden schon bei der Herstellung der Äquatorialplatte vorgebildeten »Tochtergruppen an. Diese Auffassung scheint nun allerdings zunächst darin eine Stütze zu »erhalten, daß ganz neuerdings auch für andere Protozoen angegeben wurde, daß die Verteilung »der Chromosomen nicht nach dem Längsspalt vor sich geht, so von Calkins für *Amoeba,* von »Schröder für *Sphaeromyxa*, von Metcalf für *Opalina.* Indessen ist die Ähnlichkeit der von »Borgert gegebenen Darstellungen (1900, Taf. XIV, Fig. 10; Taf. XVII, Fig. 30, 31) mit den »bekannten Bildern, welche die Kernteilungsfiguren, z. B. der Liliaceen nach Strasburger, »Guignard u. a. innerhalb und außerhalb des sexualen Zellenzyklus aufweisen, eine so große, »daß man kaum umhin kann, in beiden Fällen eine übereinstimmende Verteilungsweise der Chro»mosomen anzunehmen. Meines Wissens ist aber noch nie bezweifelt worden, daß es sich speziell bei »den mitotischen Vorgängen in vegetativen pflanzlichen Geweben um eine dizentrische Wanderung »der Tochterschleifen oder Spalthälften handelt, und ich glaube nicht, daß die Schwierigkeiten, »welche dieser Vorstellung im Wege stehen, bei *Aulacantha* wesentlich größere sind.«

Leider hat Haecker keine Gelegenheit gehabt, das Stadium der Äquatorialplatte sowie die beginnende Zerlegung der letzteren in die beiden Tochterplatten selbst zu untersuchen, und so auf Grund eigener Anschauung zu einer bestimmten und auf Beobachtungen fußenden Auffassung bezüglich des Verlaufs des eigentlichen Teilungsprozesses zu gelangen. Für mich ist die Schwierigkeit, von der Haecker spricht, nicht so sehr in der Erwägung begründet, daß bei der schon von Anfang an zweiseitigen Anordnung der Chromosomen eine Verteilung ihrer Spalthälften auf verschiedene Seiten nicht leicht vorstellbar ist. Ich habe selbst darzulegen versucht, in welcher Weise man sich die Wanderung der Chromosomen gegebenenfalls zu denken hätte, wobei sich, wie ich hinzufügen will, als Resultat die Zusammensetzung jedes Tochterkernes zur Hälfte aus Tochterfäden der ursprünglichen oder eigenen, zur anderen Hälfte aus solchen der gegenüberliegenden Chromosomengruppe ergeben würde. Ich sprach auch von Einzelbeobachtungen, die wohl für ein solches Entlanggleiten der Fadenhälften an einander sprechen könnten. Wenn ich trotz der nach Beobachtungen an anderen Objekten entschieden näher liegenden Annahme einer Verteilung der Spalthälften nicht zu dieser Auffassung gelangte, so bestehen die Gründe dafür in der Schwierigkeit, diese Annahme mit den Haupterscheinungen am Objekte selbst in Übereinstimmung zu bringen. Dahin gehört vor allen Dingen die schon erwähnte Tatsache, daß sich der Beginn der Zerlegung der Äquatorialplatte in

die beiden Tochterplatten durch eine Aufhellung ihrer mittleren Partien ankündigt; die Platte wird hier lockerer, durchsichtiger, man erkennt von Anfang an schon die Sonderung zweier vorgebildeter Gruppen von Kernsegmenten. Ganz anders aber müßte das Bild erscheinen, wenn die Chromosomen wirklich von einer Seite zur andern hinüberwanderten — dann wäre in den ersten Stadien der Tochterplattenbildung unter allen Umständen eine Verdichtung der Mittelschicht zu erwarten. Indem von der Seite A die eine Hälfte der Chromosomen zur Mitte und darüber hinaus wandert, das Gleiche von der Seite B her erfolgt, müssen in der Mittelschicht zu bestimmter Zeit gerade doppelt so viel Chromosomen bei einander liegen, als in diesem Zeitpunkt die äußeren oder seitlichen Schichten aufweisen, die ja je eine Hälfte zur Mitte entsandt haben. Die tatsächlichen Verhältnisse sind es also, die mich zu einer andern Deutung zwingen, als sie in Haeckers Ausführungen zum Ausdruck kommt.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit auch auf meine Beobachtungen an marinen *Ceratium*-Arten (**1910**) hinweisen. Hier wird bei der indirekten Kernteilung eine aus dicht nebeneinander liegenden längsgespaltenen Chromosomen bestehende Äquatorialplatte gebildet, die außerordentlich viel Ähnlichkeit mit derjenigen der Tripyleen hat; nur lassen die Kernsegmente nicht schon von vornherein eine Anordnung in zwei Gruppen erkennen, sondern wir sehen sie parallel in einer einheitlichen Masse, in einem Bündel zusammengelagert, in dem sie von einer Polfläche zur andern verlaufen (Textfigur 91).

Die Bildung der Tochterplatten geht nun, zum Unterschiede von den bei *Aulacantha* zu beobachtenden Erscheinungen, in der Weise vor sich, daß die Chromosomen in der Mitte quer durchgeteilt werden (Textfigur 92 bis 94). Im Übrigen treffen wir hier dieselbe Erscheinung an, gegen deren Vorhandensein Haecker bei *Aulacantha* Bedenken erhebt.

Es werden, wie ich nachgewiesen habe, auch bei den marinen Ceratien die mit einem deutlichen Längsspalt versehenen Chromosomen bei der Bildung der Tochterplatten nicht in die beiden Parallelfäden zerlegt und die beiden Paarlinge auf die Tochterkerne verteilt, sondern die Spaltungsprodukte jeder Seite bleiben beisammen und fallen mithin demselben Kern zu. Eine Verteilung der Spalthälften derart, daß jede Tochterplatte je einen Paarling erhält, kann schon deswegen nicht stattfinden, weil die Trennung der Spalthälften erst im Anschluß an die Teilung der Äquatorialplatte, d. h. im Stadium der Tochterplatten erfolgt. Bei dem einfachen Bau der Äquatorialplatte der marinen Ceratien wäre aber die Annahme einer Bildung der Tochterplatten durch Auseinanderrücken der Spalthälften der Kernsegmente viel näherliegend als bei *Aulacantha,* wo schon von Anfang an zwei Gruppen von Chromosomen bestehen.

Und noch eins: hier wie dort sehen wir eine zweimalige Teilung der Kernsegmente sich abspielen. Von diesen beiden Teilungen ist jedoch bei den von mir untersuchten Ceratien die erste eine Querteilung, die zweite eine Längsspaltung, wohingegen sich bei *Aulacantha* eine zweimalige Längsspaltung an den Chromosomen vollzieht. Aber das Resultat ist wiederum in beiden Fällen das gleiche, nämlich: statt der Verdoppelung eine Vervierfachung der Chromosomenzahl.

Ich habe schon an anderem Orte (**1909a**, p, 231 ff. und **1910**, p. 42) darauf hingewiesen, daß sich in der direkten Kernteilung, die beiden Objekten neben der indirekten eigentümlich ist, wahrscheinlich ein regulatorischer Prozeß darbietet, der dazu dient, einen Ausgleich der andernfalls zu übermäßiger Höhe ansteigenden Chromosomenzahl herbeizuführen.

Wollte man die Ähnlichkeit in den Erscheinungen der Mitose bei den in Rede stehenden Objekten noch weiter verfolgen, so wäre auch die Schüsselform der jungen Tochterkernanlagen mit ihren senkrecht zur Fläche gestellten, infolge der Krümmung der Tochterplatten sich radiär anordnenden Chromatinfäden hervorzuheben, die sich bei den Ceratien in ganz ähnlicher Weise wie bei den Tripyleen findet (vgl. A. Borgert **1910**, Taf. I, Fig. 9).

Fig. 91.

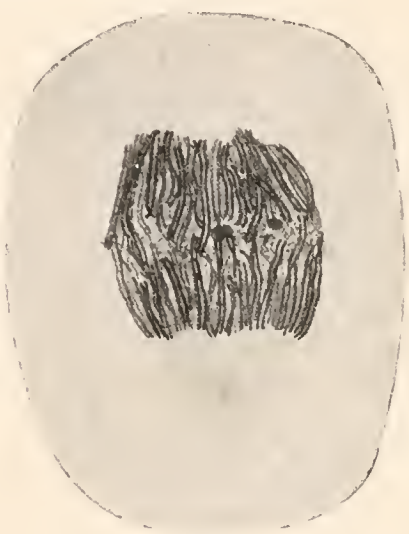


Fig. 92.

Fig. 93.

Fig. 94.

Fig. 91 bis 94. *Ceratium tripos*. Stadien der Mitose.
Fig. 91. Äquatorialplatte. Fig. 92. Beginnende Bildung der Tochterplatten (Querteilung der Chromosomen im Äquator).
Fig. 93 und 94. Auseinanderrücken der Tochterplatten.
Original.

Des weiteren möchte ich noch kurz auf die große Chromosomenzahl eingehen. Es gibt gerade unter den Einzelligen mehrere Fälle, in denen das Vorhandensein erheblicher Mengen von Kernsegmenten festgestellt wurde. Dem früher schon als Beispiel von mir erwähnten *Actinosphaerium eichhorni* mit seinen (nach Hertwig) über 150 Chromosomen gesellen sich die Ceratien hinzu, bei denen nach meiner Schätzung an 200 Kernsegmente die Norm für den Mutterkern bilden mögen. Aber diese Formen werden stark in den Schatten gestellt durch die Tripyleen mit ihren wesentlich höheren Chromosomenzahlen. Eine genauere Zählung der Segmente ist hier aus verschiedenen Gründen, die ich bereits früher gewürdigt habe, nicht möglich, auch wären die Schwankungen in Betracht zu ziehen, wie ich sie als Folge der verschiedenen Art der Kernteilung soeben erwähnt habe.

Was die ungefähre Größenordnung der Zahl betrifft, so gab ich für *Aulacantha* an, daß »die Zahl 1000 auf jeden Fall noch bedeutend zu niedrig gegriffen sein dürfte«. Haecker glaubt »mit ziemlicher Sicherheit« für *Castanidium* festgestellt zu haben, »daß die Zahl der Chromosomen zwischen 1500 und 1600 beträgt«. Eine ähnliche Zahl, nämlich 1600—1800, meint Haecker nach seinen Untersuchungen auch für eine andere, und zwar zu den Collodarien gehörende Radiolarienart, *Oroscena regalis* Borgert, annehmen zu dürfen. Er weist ferner darauf hin, daß die Protozoen in dieser Hinsicht nicht isoliert dastehen, daß bei Metazoen gelegentlich ebenfalls erhebliche Mengen von Kernsegmenten zu finden sind. Haecker erinnert dabei an die 168 Chromosomen der *Artemia*.

Was die Erscheinung der zweimaligen Längsspaltung der Chromosomen bei den Tripyleen betrifft, die, zuerst an *Aulacantha* von mir nachgewiesen, von Haecker (l. c., p. 682 und 687) und Schmidt (l. c., p. 265) dann auch bei *Castanidium* bestätigt wurde, so besteht das Bemerkenswerteste dieses Vorganges darin, daß das angestrebte Endziel doch nur eine einfache Teilung ist. Es muß überraschen, zu sehen, daß die vegetativen Teilungsprozesse bei diesen Formen unter Erscheinungen verlaufen, wie sie uns sonst wohl in der Reifungsperiode der Geschlechtszellen verschiedener vielzelliger Tier- und Pflanzenformen entgegentreten. Diese Ähnlichkeit besteht nicht nur in dem Vorhandensein zweier einander dicht folgender Chromosomenspaltungen, sondern auch hinsichtlich der Form der Chromosomen in den späteren Prophasen, die, wie Haecker ausführt, bei den Tripyleen »eine auffallende Ähnlichkeit zeigen mit den Chromatinelementen in den Prophasen der Reifungsteilungen der höheren Organismen[1]). Gerade die Art der Entstehung und das Schicksal dieser besonderen Bildungen hat eine der bedeutsamsten Fragen der Cytologie der neueren Zeit gebildet.

Ich darf es mir wohl versagen, auf die mannigfachen allgemeineren Fragen und Beziehungen, die sich an die Vorgänge bei der Mitose der Tripyleen knüpfen, nochmals näher einzugehen. Die Schwankungen in der Chromosomenzahl, das Verhalten der Kernmembran, die Kernspindel, die Zellplatte, die Centrosomenfrage, alle diese Dinge sind früher schon von mir besprochen worden und mögen hier nur durch diesen Hinweis berührt sein.

[1]) Vgl. meine bei Besprechung des segmentierten Knäuels gemachten Angaben über die Form der Chromatinelemente sowie den von Haecker abgebildeten Schnitt durch einen Teil des Kernes von *Aulographis pandora* Haeckel (hier Textfigur 64, Seite 75).

Aberrante Formen der Mitose.

Bei *Aulacantha* konnte ich neben der Mitose mit ihren den Tripyleen mehr oder minder allgemein zukommenden Besonderheiten ein paar eigenartige Formen der Kernteilung beobachten, die zur Mitose insofern in naher Beziehung stehen, als die vorbereitenden Phasen hier wie dort die gleichen sind und es auch in den erwähnten Fällen überall zur Ausbildung fadenförmiger Chromosomen kommt.

Es handelt sich dabei um jene Erscheinungen, die ich (**1909a**) als »Kernfurchung« und als Bildung der »Manschettenform des Kernes« bereits beschrieben habe. Im ersteren Falle vollzieht sich die Halbierung mittels einer in der Teilungsebene von außen her in das Kerngebilde einschneidenden Furche, die unter Auftreten eines inneren Hohlraumes und einer in der Ebene der Furche den Raum durchsetzenden, sich der Fläche nach spaltenden, Scheidewand den Kern in zwei gleiche Hälften zerlegt. Für den andern Modus ist eine merkwürdige Umgestaltung des Kernes charakteristisch, in deren Verlauf die Chromatinmassen die Gestalt eines zweiflügeligen Körpers annehmen, die man mit der Form eines Sattels oder, besser vielleicht, einer Handmanschette vergleichen könnte.

Wenn ähnliche Entwicklungszustände bei Tripyleen sonst nicht beobachtet wurden, so ist darauf hinzuweisen, daß von einer andern Art ein annähernd gleich umfangreiches und sorgfältig konserviertes Material bisher nicht zur Verfügung stand.

Im Einzelnen bieten die Vorgänge das im Folgenden gegebene Bild dar.

Zweiteilung mittels Kernfurchung.

(Hierzu Tafel V, Figur 8—11; Tafel VI, Figur 1—12.)

Der Verlauf der Kernteilung.

Unter den Zuständen, die der Bildung der Äquatorialplatte nahe voraufgehen (vgl. Textfigur 65 bis 69, Seite 77), nämlich jenen Stadien, in denen der Kern ein bereits abgeflachtes Gebilde darstellt, das aber noch von größerer, zudem ungleichmäßiger Dicke ist, und in welchem ferner die Chromosomen auch noch nicht die typische parallele Lagerung eingenommen haben, wie sie das Äquatorialplattenstadium auszeichnet, trifft man gelegentlich besonders gestaltete, in der Flächenansicht ausgesprochen herzförmige Kerngebilde, bei denen das zugespitzte Ende der Chromatinmasse nach dem oralen Pole gerichtet ist, während sich die breitere Hälfte der aboralen Seite der Zentralkapsel zugewendet findet (vgl. Textfigur 95 und 96).

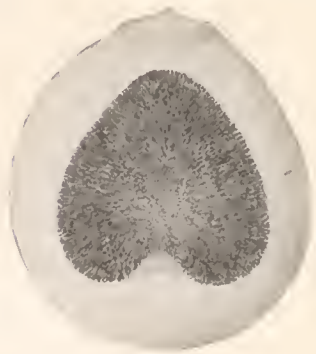


Fig. 95.

Dreht man den Kern dieser Stadien um 90° um die Hauptachse und betrachtet ihn jetzt von der schmaleren Seite her, so bemerkt man, daß auch in dieser Ansicht der aborale Teil meist deutlich gegenüber dem oralen verbreitert ist (vgl. Textfigur 97), doch ist die Dicke der zentralen Partie und der Randregion weniger verschieden, als bei den vorerwähnten, dem mitotischen Teilungsmodus angehörenden Kern-

zuständen, bei denen der äußere Rand dünner als die Mitte ist (vgl. Schnittbild Taf. I, Fig. 8). Infolgedessen zeigen die hier in Rede stehenden Kernstadien im Querschnitt eine mehr rechteckige Form (siehe Taf. V, Fig. 9).

Das charakteristischste Merkmal für den beginnenden Prozeß der Kernfurchung ist jedoch das Auftreten einer kleinen Einbuchtung oder Höhlung in der Mitte der aboralen Fläche des Chromatinkörpers, die sich in das Innere desselben vorwölbt, während die äußere Begrenzungslinie des Kernes am gleichen Orte nur eine schwache konkave Biegung aufweist (vgl. Textfig. 95).

Die Untersuchung des feineren Baues ergibt, daß auch in den vorliegenden Fällen der Kern aus fadenförmigen Chromatinelementen besteht, die zwar größtenteils geschlängelt sind oder verschiedene Haken- und Schleifenform besitzen, die im Wesentlichen aber doch eine radiäre Orientierung aufweisen, so daß sie in der Hauptsache senkrecht zur Kernoberfläche gerichtet liegen. Wie bei den der Bildung der Äquatorialplatte voraufgehenden Zuständen (vgl. Taf. I, Fig. 8 und 9) finden wir auch hier wiederum die zentralen Partien des Kernes von kleineren Chromatinpartikelchen erfüllt. Eine Kernmembran ist auf diesem Stadium, wie auch späterhin, stets als feines Häutchen sichtbar. Ich verweise bezüglich dieser Einzelheiten auf Tafel V, Fig. 9, die einen Querschnitt durch die Mitte eines allerdings schon ein wenig weiter entwickelten Kernes, als ihn die Textfigur 95 zeigt, wiedergibt. Figur 8 der Tafel stellt einen Schnitt durch dieselbe Zentralkapsel, aber näher dem aboralen Pole, dar.

So sehen wir denn auf diesem Punkte das zur Kernfurchung hinführende Stadium von den auf den ersten Blick nicht unähnlichen Zuständen vor Bildung der Äquatorialplatte, wo die Chromosomen zunächst wirr durcheinander geschlungen sind, später aber parallel zueinander den linsenförmigen Kern quer durchziehen, schon durch die abweichende Lagerung der Chromatinfäden gut unterschieden.

Ein anderer bedeutungsvoller Unterschied zwischen den die Mitose vorbereitenden Kernzuständen und den Stadien der Kernfurchung besteht noch darin, daß sich die Chromosomen der letzteren nicht im Zustande der Längsspaltung befinden, sondern sie erweisen sich als einfache Fäden und dieser Zustand bleibt, wie ich hier schon hervorheben will, auch in allen späteren Stadien der Entwicklung erhalten. Es kommt also bei der Kernfurchung die für die mitotische Kernvermehrung bei *Aulacantha* charakteristische zweite Längsteilung der Chromosomen in Fortfall.

Es scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen, daß die Reihe der Kernfurchungsstadien mit dem Beginn der Abflachung des Kernes, wie sie bei der Bildung des zweiten Knäuels zu beobachten ist, ihren Ursprung nimmt und daß bis zu diesem Punkte die Vorstadien für die Mitose und für die Kernfurchung die gleichen sind. Nur ist es fraglich, ob die sonst schon sehr frühzeitig erfolgende Anlage der zweiten Spaltung der Chromosomen im letzteren Falle von Anfang an überhaupt unterbleibt, oder ob sie zwar angelegt, aber wieder rückgängig gemacht wird. Da die Stadien der Kernfurchung äußerst selten sind, so ist es nicht leicht, in diesem Punkte völlige Klarheit zu schaffen.

Bald erfahren nun die Stadien der Kernfurchung so deutliche Veränderungen in ihrem Aussehen, daß man sie nicht mehr mit den zunächst recht ähnlichen Zuständen des mitotischen

Teilungsmodus verwechseln kann. Die anfangs (Textfigur 95) nur minimale Einstülpung in der Mitte der aboralen Fläche des Kernes, in die das Endoplasma in Gestalt eines kleinen Knopfes oder Pfropfens hineinragt, vergrößert sich im Verlaufe der weiteren Vorgänge mehr und mehr. Auf diese Weise entsteht zunächst ein Stadium, wie es in Textfigur 96 und 97 in verschiedener Orientierung zur Darstellung gebracht ist. Neben der Vergrößerung der inneren Einstülpung sehen wir am gleichen Orte auch äußerlich eine stärkere Einbuchtung an der Wandung des

Fig. 96.

Fig. 97.

Kerngebildes sich bemerkbar machen, so daß jetzt die Herzform in ausgesprochener Weise hervortritt. Da die innere Höhlung sich in stärkerem Maße vergrößert, als die Einbuchtung an den äußeren Seitenflächen, so bleibt die innere Vertiefung nach den Flächen hin jederseits durch eine dünnere Schicht aus nebeneinanderliegenden Chromatinfäden abgeschlossen, die die beiden dicken, gekrümmten Fortsätze der aboralen Kernhälfte oberflächlich miteinander verbindet.

Ein etwas späteres Entwicklungsstadium führen uns die Textfiguren 98 und 99 vor Augen. Auch in diesem Falle ist die gleiche Zentralkapsel in zwei verschiedenen, um 90° voneinander abweichenden Lagen dargestellt. Die innere Einstülpung hat weiter an Höhe und gleichzeitig auch an Breite zugenommen und ebenso hat sich die Einbuchtung an den seitlichen Rand-

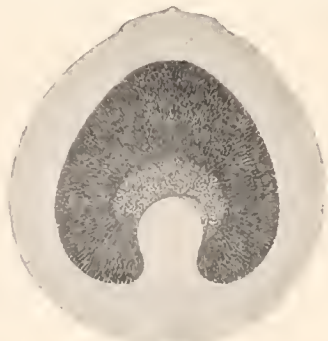


Fig. 98.

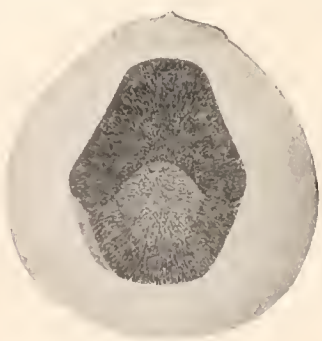


Fig. 99.

partien stärker vertieft. Die äußere Form des Kernes hat sich dabei auch sonst noch etwas verändert, insofern, als die größte Dicke des Kernes, die bis dahin die aborale Hälfte auszeichnete, sich jetzt in die mittlere Region verlegt zeigt.

Zu den geschilderten Prozessen, die im weiteren Verlaufe des Vordringens der inneren Höhlung das Chromatin auf eine immer dünner werdende Hüllschicht zurückdrängen (Textfigur 100, 101 und 102), gesellen sich andere wichtige Veränderungen der Kernform hinzu.

An der oralen Seite der Wandung der Kernhöhle beginnt eine Verdickung oder, wie Querschnitte durch dieses Stadium richtiger erkennen lassen, eine Scheidewand, aufzutreten (Textfigur 100), die zur Entstehung zweier kleinerer, mit lockeren, feineren Chromatinpartikelchen erfüllten Ausbuchtungen an der großen zentralen Höhlung führt. Die Scheidewand liegt in einer zu den herzförmigen Seitenflächen des Kernes parallelen Fläche, erscheint also bei einer Orientierung, wie sie Textfigur 100 zeigt, von der Kante her gesehen. Außerdem bemerkt man, wie die Ränder des Hohlraumes an der Stelle, wo der Kern seine größte Dicke hat, sich nach innen einzukrümmen anfangen, sowie ferner, daß die orale Partie des Kernes weiterhin an Dicke zugenommen hat. Auch die beiden dicken aboralen Lappen des Kernes haben ihre Gestalt etwas verändert, sie sind im Ganzen noch breiter geworden und die freie aborale Kante hat nicht mehr die starke konvexe Krümmung wie früher (Textfigur 97), sondern sie zeigt einen mehr geradlinigen Verlauf.

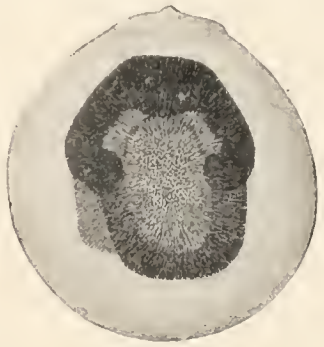


Fig. 100.

Alle Einzelheiten des feineren Baues treten deutlicher an den Querschnitten zutage, wie sie in den Figuren 1 bis 4 der Tafel VI abgebildet sind.

Der erste Schnitt der Reihe (Figur 1) entstammt der oralen Partie der Zentralkapsel, und zwar der Region, wo die beiden Ausbuchtungen an der inneren Höhlung des Kernes als getrennte Bildungen auftreten. Ringsum sieht man die Chromosomen als teils geschlängelte, teils haken- oder schleifenförmige Fäden in radiärer Anordnung gelagert. Die Mitte der Figur zeigt die Scheidewand im Schnitt. Auch sie besteht aus dicht neben einander angeordneten Fadenstücken, die im Wesentlichen senkrecht zu den Seitenflächen orientiert sind.

Was an dem Totalpräparat nicht bemerkbar war, ist hier gut zu erkennen, nämlich die Anlage einer den Kern äußerlich in der Ebene der Scheidewand von der oralen Seite her umgreifenden Furche. Sie ist in der Figur am unteren Rande des Kernes sehr deutlich und gleichfalls an dem zweiten abgebildeten Schnitt an beiden entsprechenden Stellen, oben und unten, nicht zu übersehen.

Der Querschnitt, den Figur 2 darstellt, gehört ebenfalls noch der oralen Kernhälfte an, er würde bei Textfigur 100 eben unterhalb der Verdickung der oralen Wandung zu suchen sein. Die Mitte des Schnittes zeigt eine viereckige Stelle, die frei von Chromatin ist, während ringsum bis an die Fadenschicht der Zwischenraum durch ein lockeres Gewirr kleinerer Chromatinelemente erfüllt ist. Die Scheidewand ist in dieser Gegend nur in ihrer ersten Anlage am Rande erkennbar; dort, wo die Furche einschneidet, sieht man die Fadenstruktur mehr in das Innere vordringen.

Der in Figur 3 abgebildete Schnitt liegt etwa gerade in der Mitte des Kernes. Es ist die Stelle, an der sich die Außenwand nach innen einkrümmt. Der viereckige Innenraum ist hier noch ringsum durch Chromatinmassen begrenzt. Der weiterhin als zweitnächster folgende, hier nicht abgebildete Schnitt der Serie zeigt an der linken Seite, an der auch an dem vorbezeichneten Bilde die Außenlinie stark eingebuchtet ist — die Schnittrichtung war etwas schief zur Hauptachse ausgefallen — schon eine Unterbrechung der Kernwand. Die äußere Furche

ist nur noch andeutungsweise durch die eingezogene Umrißlinie und die etwas weiter in das Innere vortretenden Chromatinfäden bezeichnet.

Das vierte Bild der Reihe (Fig. 4) stellt einen Querschnitt durch die beiden Lappen der aboralen Kernhälfte dar. Die seitlichen Ränder der leicht gebogenen flachen Gebilde sind schwach nach innen gekrümmt. Die feinere Struktur entspricht den vorerwähnten Schnitten durch das Stadium: nach außen zu nebeneinander gelagerte längere Fäden, im Innern eine Schicht kleinerer, locker liegender Chromatinpartikelchen.

Betrachten wir einen etwas späteren Entwicklungszustand (Textfigur 101), so sehen wir, daß jetzt die lappenartigen Fortsätze des Kernes an der aboralen Seite sich gegeneinander krümmen, so daß sie sich mit ihrem freien Rande gegenseitig zu nähern beginnen.

Bei der gleichen Zentralkapsel können wir, nachdem wir sie um 90° um ihre Hauptachse gedreht haben (Textfigur 102), am oralen Pole des Kernes eine Einschnürung oder Furche erkennen, entsprechend derjenigen, wie wir sie schon an den Schnitten durch das voraufgehende Stadium konstatierten, jedoch bedeutend kräftiger als dort. Sie verläuft, wie in jenem Falle, an der Kernoberfläche nach der aboralen Seite hin und macht sich auch bereits an der aboralen Begrenzungslinie des Kernes durch eine leichte konkave Einsenkung des Konturs bemerkbar.

Außerdem hat auch die Dicke des Kernes weiter zugenommen, wobei der größte Durchmesser sich noch mehr nach dem oralen Pole hin verlagert hat (vgl. die Textfiguren 97, 99, 100).

Von sonstigen Veränderungen ist als bedeutsamer Fortschritt die Vergrößerung der sich vorher nur als eine leichte Vorwölbung im optischen Schnitt (vgl. Textfig. 100) kennzeichnenden Scheidewandanlage hervorzuheben, die jetzt als deutliche Kante in den Innenraum vorzuragen und diesen in zwei Teile zu zerlegen beginnt. Jederseits des Vorsprunges sehen wir die schon vorhin erwähnte, jetzt aber größer gewordene, infolge der sie erfüllenden kleineren und lockerer gelagerten Chromatinteilchen heller erscheinende Kernpartie.

In den Totalbildern konnten natürlich nicht alle Einzelheiten zur Anschauung gebracht werden, ich war der Übersichtlichkeit der Figuren wegen vielmehr genötigt, mich darauf zu beschränken, von Verhältnissen des inneren Baues nur das anzudeuten, was an dem optischen Längsschnitt zu sehen ist. So mußte ich mir unter anderem auch versagen, den weiteren Verlauf der Scheidewandanlage, die in der Ebene der äußeren Furche bügelartig die innere Höhlung umgreift und sich beiderseits in die Lappen der aboralen Kernhälfte hinein fortsetzt, in die Figuren einzuzeichnen. Die Abbildungen von Querschnitten durch die verschiedenen Regionen des Kernes zeigen alle diese Dinge klarer, als es in Totalbildern zur Darstellung zu bringen gewesen wäre.

Ein Querschnitt durch die Zentralkapsel in der Höhe der äußersten oralen Kernpartien, auf dessen Wiedergabe ich hier allerdings unter Hinweis auf die Totalfigur 102 verzichten möchte, weist für diesen Teil schon zwei getrennte Kernhälften auf. An einem etwas tiefer liegenden Schnitt (Taf. VI, Fig. 5) tritt das Einschneiden der äußeren Furche sehr deutlich in die Erscheinung. Außerdem macht sich an der Scheidewand bei genauerer Betrachtung der erste Beginn einer Spaltung bemerkbar; man sieht, wie die Chromosomen in diesem Teile anfangen, sich in zwei Schichten zu sondern, indem sie nach den Seiten auseinanderweichen

und die Mitte freigeben. Endlich ist auch noch die Verdickung des Kernes in der Richtung der Querachse, die an den tieferen Schnitten noch auffallender wird, gegenüber den entsprechenden Schnitten des voraufgehenden Stadiums hervorzuheben.

Ein zweiter aus der gleichen Serie abgebildeter Schnitt (Taf. VI, Fig. 6), der etwa der Mitte der oralen Kernhälfte entstammt, zeigt insofern besondere, von der Totalfigur 102 in etwas abweichende Verhältnisse, als hier nicht ein einheitlicher Innenraum vorhanden ist, dieser vielmehr von zwei, die gegenüberliegenden Seiten mit einander verbindenden Brücken aus Chromatinteilchen durchsetzt und dadurch dreiteilig geworden ist. Die mittlere Scheidewand ist in dieser Gegend noch nicht vollständig, sie ist aber als nach innen stark vorspringende Kante in der äußeren Schicht der fadenförmigen Chromosomen angelegt. Nicht minder markant finden wir hier, wie auch an den späteren Schnitten (Taf. VI, Fig. 7 und 8), die Oberflächenfurche ausgebildet.

Im einfacheren, der Textfigur 102 genauer entsprechenden Falle zeigt der Kern, ähnlich wie bei dem voraufgehenden Entwicklungszustand, einen ungeteilten, nach der aboralen Seite

Fig. 101.

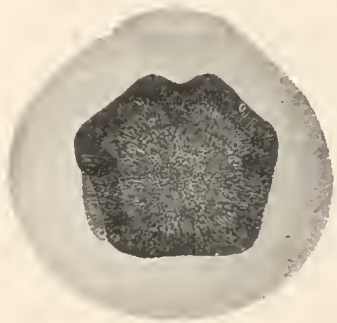


Fig. 102.

hin an Größe zunehmenden Innenraum, der keinerlei größere Vorsprünge an der Wandung besitzt und in seinen weiteren Partien infolgedessen eine annähernd rechteckige Gestalt aufweist. Der Innenraum ist ringsum von feiner verteilten Chromatinmassen umgeben, die hier lockerer, dort dichter gelagert, nach außen zu von radiär gestellten Fäden umschlossen sind, in ähnlicher Weise, wie diese Verhältnisse im Übrigen auch an Figur 6 unserer Tafel zutage treten.

Wo in der Mittelregion des Kernes die beiden aboralen Lappen sich zu trennen beginnen, hat der Kern auf dem Querschnitt das Aussehen wie Figur 7 zeigt. Einen Schnitt aus dem aboralen Teil mit schon völlig von einander getrennten Fortsätzen gibt Figur 8 wieder. Die Ränder der Lappen, rechts und links in den Figuren, sind stärker eingekrümmt als vorher. Der Unterschied des für die Abbildungen benutzten Individuums von einem zweiten geschnittenen Exemplar gleichen Stadiums macht sich nur durch das Vorhandensein abgerundeter oder kantenartig beiderseits der Scheidewandanlage nach innen vorspringender Verdickungen der aus kleineren Chromatinteilchen gebildeten Innenauskleidung geltend, die den oben erwähnten Chromatinbrücken im oralen Teile desselben Kernes entsprechen.

Im Verlaufe der Weiterentwicklung nähern sich nun die freien aboralen Ränder der beiden breiten Kernlappen einander immer mehr, um schließlich in der Mittellinie zu ver-

schmelzen. Zur selben Zeit hat sich auch die Verdickung der Kernwandung zu einer durchgehenden Scheidewand vervollständigt, die die innere Höhlung nunmehr in zwei gesonderte Räume zerlegt. Die letzteren stehen durch je eine runde Öffnung, wie sie der Zusammenschluß der Kernränder unterhalb der Einbuchtung bedingt, mit ihrer Umgebung in Kommunikation.

Da mit der Vervollständigung der inneren Scheidewand auch gleichzeitig eine Spaltung derselben in zwei Schichten sich anlegt, so haben wir auf diesem Stadium statt des ursprünglichen einfachen Mutterkernes bereits zwei junge Tochterkernanlagen vor uns, die sich zur Erreichung ihrer Selbständigkeit innerhalb der Zentralkapsel nur noch durch Auseinanderrücken von einander zu trennen brauchen.

Der hier geschilderte Zustand ist in den Textfiguren 103 und 104 bei verschiedener Lage der Zentralkapsel zur Darstellung gebracht. Bei Figur 103 sieht man von der Fläche her auf die eine der beiden großen runden Öffnungen, unter der die Ränder schon fast zur Berührung gekommen sind. Den Hintergrund der nach vorn gelegenen Höhlung, in die man durch die Öffnung hineinblickt, bildet die die beiden Kernkammern gegen einander abgrenzende Scheidewand. Infolge einer leichten seitlichen Drehung des Objektes ist links in der Figur der äußere Rand der nach hinten gelegenen Kernhälfte sichtbar.

Instruktiver noch als Figur 103 ist Figur 104; hier bieten sich die Kernhälften von der ursprünglich schmalen Seite gesehen dar. Man erkennt den erheblichen Fortschritt gegenüber dem Stadium der Figur 102: die Ausbildung einer vollständigen Mittelwand, zwischen deren beide Schichten als scharf und tief einschneidende Trennungsmarke die Oberflächenfurche vordringt. Am oralen Pole sind die Kernhälften bereits völlig isoliert, während an der aboralen Seite noch die getrennten Lappen in etwas modifizierter Form bestehen.

Auch von diesem Entwicklungszustande gelang es mir, gute Schnitte zu erhalten. Figur 9 auf Tafel VI zeigt einen Querschnitt durch die orale Kuppe des zweiteiligen Kerngebildes. Jede Hälfte besitzt ihre gesonderte, aus radiär gerichteten Chromosomen gebildete Außenwand, die einen von lockerer gelagerten Chromatinteilchen erfüllten Raum umschließt. Als Reminiscenz an den ursprünglichen Zustand vor der Trennung erscheinen nur noch vereinzelte, unregelmäßig gelagerte Chromatinabschnitte in der Teilungsebene zwischen den beiden Schichten der Scheidewand.

Das nächste Bild der Reihe (Fig. 10) führt uns einen Querschnitt durch den breitesten Teil der oralen Kernpartie vor Augen. Entsprechend der Totalabbildung sehen wir auch hier zwei vollständig geschlossene Hälften, ringsum von radiär angeordneten Chromosomen umgeben, die zentralen Partien durch feinere Chromatinmassen ausgefüllt. Die Trennungsebene in der Scheidewand ist zwar nicht völlig so deutlich wie in dem vorigen Schnitt, aber immerhin gut erkennbar.

Die Abbildung 11 auf Tafel VI zeigt uns den aboralen Teil mit den Kernkammern und ihren seitlichen beiden Öffnungen im Querschnitt. Die freien äußeren Kernränder sind nach innen gebogen. Durch das Fehlen des Zusammenschlusses an den Seitenflächen und das tiefe Einschneiden der Außenfurche kommt eine X-förmige Figur zustande. Die Wandung weist überall deutliche Fadenstruktur auf; die feineren Chromatinmassen fehlen als Innenauskleidung in dieser Partie. Die zwei Schichten der Mittelwand finden wir auch hier auf dem Wege zur Trennung.

Im äußersten aboralen Teile bietet ein Querschnitt durch den Kern das in Figur 12, Tafel VI wiedergegebene Bild. Die Lappen sind noch eben getrennt; von der Scheidewand erblickt man in dem Raum zwischen ihnen einige kurze Chromatinfäden. Die in dieser Partie im Wesentlichen senkrecht zur Schnittfläche stehenden Chromosomen der Kernhälften zeigen sich als kleine, dicht gelagerte Chromatinpartikelchen. Die kräftig einschneidende Oberflächenfurche läßt die beiden Chromatinmassen winkelartig gebogen oder zweiteilig erscheinen.

Den Querschnitten durch die verschiedenen Kernregionen will ich auch noch einen Längsschnitt durch eine Zentralkapsel des gleichen Stadiums hinzufügen. Die Schnittrichtung ist so gewählt, daß sie rechtwinklig zur Fläche der Scheidewand steht. Der abgebildete Schnitt auf Tafel V, Figur 10 ist kein genau medianer, sondern es wurde mit Rücksicht auf die im aboralen Teile noch unvollständig ausgebildete Scheidewand ein dicht neben der Mitte gelegener Schnitt ausgewählt.

Da die allgemeinen Verhältnisse des Kernbaues durch die voraufgegangenen Darstellungen zur Genüge klargelegt sein dürften, so will ich mich in diesem Falle darauf beschränken, auf

Fig. 103.

Fig. 104.

die feinere Struktur der Scheidewand und die Art ihrer Spaltung hinzuweisen. Was ich bei Besprechung der Querschnitte schon andeutete, sieht man hier noch klarer vor sich, nämlich das Voraufeilen des Trennungsvorganges in der Nähe der Kernpole, besonders an der oralen Seite, und den weniger schnellen Fortschritt des Prozesses in den Partien der Mitte.

Es wurde bereits bemerkt, daß mit der fortschreitenden Vervollständigung der Scheidewand stets auch schon ihre Spaltung zur Anlage kommt. Eine völlig einfache, ungeteilte Bildung der Art sah ich in keinem Falle; vielmehr macht sich in den Anfangsstadien ihrer Entwicklung bereits eine Andeutung der beginnenden Teilung in der Lagerung der Chromosomen bemerkbar.

Nachdem die Tochterkernanlagen die zuletzt geschilderte Stufe der Ausbildung erreicht haben, trennen sie sich; sie rücken nach entgegengesetzter Richtung von einander ab. Es scheint jedoch, als ob es sich im vorliegenden Falle nur um ein geringes Auseinanderweichen handelt, das schon nach kurzer Wanderung zum Stillstand kommt. Leider liegt mir von dieser spätesten Entwicklungsstufe nur ein einziges Exemplar vor. Ich hatte dasselbe ganz im Anfang meiner Untersuchungen schon geschnitten, ohne zu ahnen, daß das Stadium einer besonderen, von der gewöhnlichen mitotischen getrennten Entwicklungsreihe angehöre. Die betreffende Zentralkapsel

wurde in Längsschnitte, die senkrecht zur Teilungsebene gerichtet waren, zerlegt, doch fiel die Schnittrichtung etwas schief aus. In Figur 11 auf Tafel V habe ich einen medianen Längsschnitt abgebildet. Die Hauptöffnung am oralen Pole ist in der Mitte getroffen; die beiden jungen Tochterkerne erscheinen infolge der schiefen Orientierung beim Schneiden etwas ungleich an Größe.

Was zunächst hervortritt, ist die Zunahme des Umfanges der Zentralkapsel. Diese Größenzunahme ist um so auffälliger, als die geringe Größe der Zentralkapsel für diese Entwicklungsreihe bis zur Teilung des Kernes geradezu ein besonderes Charakteristikum ist. Bemerkenswert ist auch noch die geringe Verlängerung des Durchmessers in der Richtung der auseinanderweichenden Kerne.

Bezüglich der Kerne selbst ist festzustellen, daß sie in ihrer äußeren Form sich bereits abzurunden begonnen haben. Die ursprünglich ebenen Flächen, mit denen die Kerne sich berührten, haben sich schon gewölbt[1]) und die von außen her in die beiden Kernkammern führenden Öffnungen sich durch näheren Zusammenschluß der Ränder verkleinert. Ebenso haben auch die Höhlungen selbst an Größe abgenommen. Nicht nur sehen wir, daß sich die radiären Fäden der Außenschicht mehr in die Länge streckten, auch die kleineren Chromatinteilchen, die bei dem voraufgehenden Stadium nur den oralen Teil des Kerninnern erfüllten, haben dadurch, daß sie sich in dicker Schicht gleichmäßiger über die Innenfläche verlagerten, zu der Verringerung der Einstülpung beigetragen.

Daß während aller sich an dem Kern abspielenden Veränderungen die Membran desselben erhalten bleibt, wurde schon weiter oben bemerkt. An dieser Stelle ist nur noch zu erwähnen, daß die jungen Tochterkerne sich ringsum von einer Membran umschlossen zeigen, die mit dem tieferen Einschneiden der Oberflächenfurche auch an den Trennungsflächen der Kernhälften zur Ausbildung kommt.

Ehe ich auf die Frage nach den abschließenden Vorgängen des Teilungsprozesses und die Beziehungen der hier geschilderten Kernvermehrung zu den anderen Fortpflanzungsarten eingehe, habe ich noch einige Angaben über das Endoplasma und die Öffnungen zu machen.

Das Endoplasma.

Über das Verhalten des Endoplasmas bei den Stadien der Kernfurchung läßt sich in Kürze Folgendes berichten. Das Endoplasma umhüllt ringsum den Kern und folgt allen seinen Formveränderungen, indem es vordringt, wo Einschnürungen oder Einstülpungen entstehen, andererseits zurückweicht, wo die Substanz des Kernes den Raum für sich beansprucht. So finden wir denn die zunächt einfache und kleine, späterhin größer und zweiteilig werdende Höhlung im Innern des Kernes ebensowohl von Teilen des Endoplasma erfüllt, wie wir es in die äußere Furche

[1]) Daß die Kerne in ihrer oralen Hälfte am weitesten auseinanderweichen, ist wohl nicht nur eine zufällige Erscheinung. Wie ich bemerkte, schreitet die Trennung der Kernhälften an der oralen Seite mit schnelleren Schritten als im aboralen Gebiete vor; sie wird sich am spätesten in den unterhalb der Mitte gelegenen Regionen vollziehen, wo auch die Kerne der Figur 11 einander am meisten genähert sind.

eindringen oder den Raum zwischen den auseinanderrückenden Kernen einnehmen sehen[1]), nur macht sich an den vom Kern umschlossenen Partien eine weitaus schwächere Alveolisierung bemerkbar. Die den Kern äußerlich umgebenden Teile weisen dagegen zunächst keinerlei besondere Eigentümlichkeiten auf (vgl. Taf. V, Fig. 8 und 9). Das Endoplasma erscheint hier als einheitliche, von größeren und kleineren Alveolen durchsetzte Masse, die nur unterhalb der Hauptöffnung und in der Umgebung der Parapylen gewisse Besonderheiten — Fehlen der Alveolen, Auftreten lamellenartiger Bildungen, bzw. fibrillärer Differenzierungen — zeigt. Es sind dies die gleichen Strukturen, wie sie im Allgemeinen bestehen und wie sie bei der Schilderung der Organisationsverhältnisse des Tripyleenkörpers besprochen wurden.

Bei dieser Gelegenheit will ich gleich noch bemerken, daß »bläschenförmige Einschlüsse« (vgl. Seite 74 ff.) im Endoplasma bei Stadien der Kernfurchung nicht zur Beobachtung kamen.

In den ursprünglich bestehenden Verhältnissen tritt im Übrigen eine Änderung ein, sobald an dem Kern die ersten Anzeichen der beginnenden Furchung sichtbar werden, also etwa auf dem Stadium, in dem sich die in Textfigur 100 abgebildete Zentralkapsel befindet. Die Erscheinung, um die es sich hier handelt, ist an den entsprechenden Schnitten (Taf. VI, Fig. 1 bis 4) zu beobachten. Sie zeigt sich in gleicher Deutlichkeit an den späteren Stadien, Querschnitt 5 bis 8 und 9 bis 12[2]).

Während nämlich rings um den Kern sonst das Endoplasma sein gewohntes Aussehen, gute Färbbarkeit und mehr oder minder reichliche Alveolisierung, zeigt, sehen wir in der mittleren Ebene, in der die Oberflächenfurche an dem Kern auftritt, und späterhin seine Durchteilung sich vollzieht, eine Schicht anders gearteten Protoplasmas erscheinen. Es fehlen demselben nicht nur die Alveolen, sondern das Protoplasma zeichnet sich auch außerdem noch durch geringe Tingierbarkeit vor dem übrigen Endoplasma aus. Die in Rede stehende Protoplasmaschicht tritt entweder beiderseits bis unmittelbar an die Membran der Zentralkapsel heran, an der sie gelegentlich noch eine Verbreiterung erfährt, oder es schiebt sich an der Innenseite der Membran noch eine dünne Lage gewöhnlichen, stärker färbbaren Endoplasmas dazwischen. Die Grenze, wo die beiden Protoplasmaarten aneinanderstoßen, wird nicht durch eine scharfe Linie bezeichnet, sondern sie ist infolge des Ineinandergreifens der beiden Substanzen weniger deutlich und bestimmt[3]).

In den inneren, von dem Kern umschlossenen Protoplasmapartien konnte ich die Differenzierung einer entsprechenden Mittelschicht nicht mit Sicherheit erkennen. Da sich hier besondere Vorgänge abspielen, insofern, als es an diesem Orte weiterhin zur Ausbildung einer Chromatinwand kommt, so scheint es wohl möglich, daß in der angedeuteten Richtung eine Verschiedenheit im Verhalten der äußeren und inneren Endoplasmamassen besteht.

[1]) Daß sich an meinen geschnittenen Exemplaren gelegentlich infolge von Schrumpfung das Protoplasma streckenweise von der Kernmembran abgehoben hatte, sei als bedeutungslos nur nebenbei erwähnt.

[2]) Leider läßt die Reproduktion meiner Abbildungen in diesem Punkte zu wünschen übrig, indem die betreffenden Verhältnisse nicht überall an den Drucken in genügender Klarheit hervortreten.

[3]) Wir treffen hier also ähnliche Verhältnisse, wie wir sie auch bei der unter mitotischer Kernvermehrung sich vollziehenden Teilung beobachten, wo gleichfalls eine Schicht schwächer färbbaren Protoplasmas in den äußeren Partien der Teilungsebene sichtbar ist (vgl. Taf. II, Fig. 2 bis 5).

An den medianen Längsschnitten, wie sie auf Tafel V, Figur 10 und 11 dargestellt sind, gewährt das Auftreten der Mittelschicht im Endoplasma einen etwas andern Anblick als an den Querschnitten. Auch hier können wir, wenigstens im oralen Teile, deutlich eine hellere Protoplasmapartie erkennen, die jedoch von sehr ungleichmäßiger Dicke ist, indem sie unter der Astropyle stark verbreitert erscheint und sich, schmäler werdend, gegen den Kernspalt hinzieht.

Zu erwähnen ist auch noch, daß man oftmals, namentlich in späteren Stadien (Taf. V, Fig. 10 und 11, Taf. VI, Fig. 11), in das Protoplasma der Kernhöhlung eine Anzahl blasser als das Chromatin des Kernes gefärbter, kleinerer und etwas größerer Bröckchen eingelagert findet, die gelegentlich übrigens auch im äußeren Endoplasma auftreten können (Taf. VI, Fig. 10).

Was nun noch die Bedeutung der endoplasmatischen Mittelschicht betrifft, so weist schon ihre Lage darauf hin, daß es sich bei derselben um eine die Teilung der Zentralkapsel vorbereitende Differenzierung des Protoplasmas handelt. Ich habe jedoch vergeblich innerhalb der helleren Schicht nach irgendwelchen, als erste Anlage der späteren Trennungsmembran anzusehenden Bildungen gesucht, wie solche von mir bei vorgeschritteneren Tochterplattenstadien beobachtet wurden (vgl. Seite 87 und 88).

Die Öffnungen der Zentralkapselmembran.

Bezüglich der Öffnungen der Zentralkapselmembran bieten die Stadien der Kernfurchung gewisse Besonderheiten dar, durch die sie sowohl von den Zuständen der mitotischen als auch — wie wir weiterhin noch sehen werden — von denen der direkten Kernteilung unterschieden sind. Ich spreche in diesem Falle von den Öffnungen in ihrer Gesamtheit. Betrachten wir dagegen die **Astropyle** zunächst allein, so finden wir bei der Kernfurchung ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der Zweiteilung unter Mitose. Hier wie dort bleibt die Hauptöffnung bis zu den letzten Stadien ungeteilt, und erst mit dem Zerfall der Mutterkapsel in die zwei Tochterkapseln wird auch die Astropyle in der Mitte halbiert. Ich verweise hierbei auf die Längsschnitte durch ein paar spätere Stadien der Kernfurchung: Figur 10 und 11 auf Tafel V, die die Hauptöffnung noch als vollkommen einheitliches Gebilde zeigen und auf die etwa entsprechenden Teilungsbilder bei mitotischer Kernvermehrung (Taf. II, Fig. 4 bis 6). Abweichende Verhältnisse bestehen, wie ich zeigen werde, bei der Zweiteilung unter Amitose, wo schon in frühen Stadien eine Verdoppelung der Astropyle erfolgt.

Das Verhalten der **Nebenöffnungen** ist im Falle der Kernfurchung anders, als wir es bei der unter Mitose sich vollziehenden Zweiteilung kennen lernten. Bei dieser letzteren Art der Fortpflanzung kommt schon zeitig, und zwar etwa gerade auf dem Stadium, von wo aus wir die Kernfurchung deutlich ihren besonderen Weg einschlagen sehen, ein zweites Parapylenpaar zur Anlage, das in äquatorialer Gegend, ungefähr gleich weit vom oralen und aboralen Pole der Zentralkapsel entfernt, kreuzweise zu den beiden primären Nebenöffnungen orientiert ist (vgl. Taf. I, Fig. 8 u. 9). So besitzt jede Tochterkapsel im Augenblick der Trennung bereits zwei Parapylen.

Im Gegensatz dazu — und auch zur amitotischen Kernteilung — unterbleibt bei der Kernfurchung die Anlage eines zweiten Parapylenpaares, und selbst bei dem spätesten von mir

beobachteten Stadium aus der Reihe dieser Entwicklungszustände (Taf. V, Fig. 11) fanden sich nur die beiden primären Nebenöffnungen vor.

Mit dem Fehlen von Neubildungen verbindet sich gleichzeitig noch eine abweichende Lage der primären Parapylen im Verhältnis zur Teilungsebene. So sehen wir die Nebenöffnungen im vorliegenden Falle nicht schief, wie bei der mitotischen Kernvermehrung, sondern direkt quer, d. h. rechtwinklig — soweit mathematische Begriffe für derartige Bestimmungen herangezogen werden können — zur Teilungsebene orientiert.

Dieses Verhalten ist aus Figur 8 unserer Tafel V ersichtlich, die einen Querschnitt durch die aborale Partie einer noch in einem frühen Entwicklungsstadium der Kernfurchung stehenden Zentralkapsel wiedergibt. Der betreffende Schnitt enthält beide Parapylen. Diejenige der linken Seite des Bildes ist etwas verlagert. Die Teilungsebene der Zentralkapsel würde senkrecht zu der Verbindungslinie der Öffnungen durch die Mitte der Zeichnung gehen. Die Bilder auf Tafel VI sind bei gleicher Orientierung wiedergegeben, so daß auch hier bei den entsprechenden Schnitten die Parapylen rechts und links ihre Lage haben würden. Von diesen mit Rücksicht auf die Kernverhältnisse besonders ausgewählten Querschnitten enthielt jedoch keiner eine Nebenöffnung.

Unter den Längsschnitten zeigt Figur 10, Tafel V eine der beiden Parapylen bei einem fortgeschritteneren Teilungsstadium. Die Nebenöffnungen liegen hier, wie man erkennt, vor der schräg nach der aboralen Seite gerichteten Einbuchtung der Kernanlagen.

Nach alle diesem ist nicht zu bezweifeln, daß im Falle der Kernfurchung die Ausbildung der beiden Parapylen erst auf einem sehr späten Stadium des Teilungsprozesses, wahrscheinlich erst nach der Trennung der Tochterkapseln, erfolgt. Es ist dies mit ziemlicher Sicherheit schon deswegen anzunehmen, weil, nach der Lage der primären Nebenöffnungen zu urteilen, die neuen Parapylen offenbar in der Teilungsebene selbst, und zwar eigentlich beide am gleichen Punkte etwa, angelegt werden müssen, denn, daß die geschilderten Lagerungsverhältnisse im letzten Augenblick eine Änderung erfahren sollten, dafür liegen keinerlei Anhaltspunkte vor.

Die Beobachtungen über das abweichende Verhalten der Parapylen sind deswegen auch noch von Interesse, weil sie einen Beleg für die Kontinuität der Entwicklungsreihe bis zu dem spätesten von mir untersuchten Stadium liefern. Sie zeigen, daß es im Anschluß an die Kernfurchung wirklich zu einer Teilung kommt, indem sie deutlicher als die anderen Besonderheiten die Zugehörigkeit des in Figur 11 auf Tafel V abgebildeten Entwicklungszustandes zu diesem Fortpflanzungsmodus erweisen.

Die abschließenden Vorgänge des Teilungsprozesses und die Bedeutung der Kernfurchung.

Da die Stadien der Kernfurchung im Allgemeinen recht selten waren — in keinem Falle wurden nämlich mehr als drei Exemplare des gleichen Zustandes gefunden, und meistens mußte ich mich sogar mit einem oder zwei Individuen begnügen — so ist es als ein besonderer

Glückszufall anzusehen, daß dennoch eine so vollständige Reihe von Entwicklungszuständen zur Beobachtung kam, die nirgend größere Lücken aufweist oder wenigstens keinerlei Schwierigkeiten hinsichtlich deren Überbrückung darbietet.

Selbst über die abschließenden letzten Prozesse des Entwicklungsganges können Unklarheiten nur bezüglich untergeordneterer Fragen bestehen; in dem wesentlichsten Punkte, der Frage nach dem weiteren Verhalten der Kernanlagen, dürften uns, falls eine Unsicherheit überhaupt bestände, die bei der mitotischen Teilung sich abspielenden Vorgänge den Schlüssel liefern. Denn nicht nur in der äußeren Form, sondern auch mit Rücksicht auf den feineren Bau finden wir eine auffallende Ähnlichkeit zwischen den durch Kernfurchung und den auf mitotischem Wege gebildeten jungen Tochterkernen.

Sobald bei dem ersteren Teilungsmodus die den inneren Kernraum durchsetzende Scheidewand aus Chromatinfäden mit ihrer zur Ausbildung zweier Schichten führenden Spaltung angelegt ist, haben wir hier zwei Kerngebilde vor uns, die nur durch geringe Abweichungen von den mitotisch entstandenen Kernanlagen sich unterscheiden. Abgesehen von der dichten Zusammenlagerung der Hälften, zeigen die aus der Kernfurchung hervorgegangenen Teilungsprodukte im Wesentlichen nur noch hinsichtlich der ausgesprochen einseitigen Lagerung der das Kerninnere erfüllenden kleineren Chromatinteilchen abweichende Verhältnisse. Aber auch in diesem Punkte bildet sich späterhin eine größere Übereinstimmung aus, wenn die Hälften des gefurchten Kernes sich von einander getrennt und die feineren Innenmassen sich gleichmäßiger in der Höhlung verteilt haben.

Im weiteren Verlaufe werden nun auch die durch Kernfurchung entstandenen Hälften gerade so, wie es bei der Rekonstruktion der Tochterkerne nach der mitotischen Teilung der Fall ist, unter Verschwinden der Einstülpung sich völlig abrunden, und alsdann werden wir zwei junge Tochterkerne mit radiärer Fadenstruktur vor uns haben, die kaum von den durch Mitose entstandenen Tochterkernen zu unterscheiden sein werden und die auf dem gleichen Wege und unter denselben Erscheinungen wie diese in den ruhenden Zustand zurückkehren dürften.

Dagegen bestehen bezüglich der Durchteilung der Zentralkapsel unverkennbare Unterschiede; denn, wenn wir auch bei der Kernfurchung in der Teilungsebene gewisse Differenzierungen des Endoplasmas auftreten sehen, die uns an ähnliche, bei der mitotischen Kernvermehrung sich zeigende Strukturen erinnern, so vollzieht sich im letzteren Falle die Trennung der Hälften mit ihren weit auseinandergerückten Kernen und der allmählich immer tiefer zwischen beide einschneidenden Furche doch offenbar unter einem ganz andern Bilde als im Falle der Kernfurchung. Hier finden wir die schon weit entwickelten Kerne nur durch einen schmalen Zwischenraum von einander getrennt; der Durchmesser der Zentralkapsel hat sich unter diesen Umständen auch kaum in der betreffenden Richtung vergrößert, und von dem Auftreten einer äußeren Furche ist an der Zentralkapsel nichts zu bemerken. Die erwähnten Unterschiede treten klar bei einem Vergleich der Figur 5 oder 6 auf Tafel II mit Figur 11 der Tafel V hervor, wo die Kerne sich etwa in der gleichen Entwicklungsphase befinden. In dieser Verschiedenheit bietet sich für die späteren Stadien der Kernfurchung nach Trennung der jungen Tochterkerne

überhaupt eigentlich erst eine Möglichkeit zur Entscheidung der Frage ihrer Entstehungsgeschichte und ihrer Zugehörigkeit zu dem einen oder dem andern Fortpflanzungsmodus.

Das eine dürfte durch die vorliegenden Beobachtungen sichergestellt sein, daß, wenn überhaupt der die peripheren Partien der Teilungsebene einnehmende Ring schwächer färbbaren Protoplasmas mit dem Auftreten einer oberflächlichen Furche im Zusammenhange steht und der Zerfall der Zentralkapsel in die beiden Tochterkapseln sich nicht in der Form einer direkten Spaltung vollzieht, die Furchenbildung doch erst auf einem sehr späten Stadium, sozusagen im letzten Moment des Teilungsvorganges, erfolgt. Es wäre weiter noch zu entscheiden, in welcher Weise die beiden Prozesse der Kernvermehrung und der Durchteilung der Zentralkapsel mit einander kombiniert sind, ob die letzten Umwandlungsvorgänge an den Kernen sich noch vor, oder, wie bei der Mitose, erst nach der Halbierung der Zentralkapsel abspielen.

Aus den voraufgegangenen Ausführungen sind wohl die nahen Beziehungen zur Genüge klar geworden, die zwischen dem Modus der Kernfurchung und der mitotischen Kernteilung bei *Aulacantha* bestehen. Es ergab sich, daß nicht nur die Vorphasen bis zu einem bestimmten Punkte die gleichen sind, sondern daß auch, wenn schon auf ganz verschiedenem Wege und unter völlig anderen Erscheinungen, doch ein Teilungsprodukt des Kernes gebildet wird, das in beiden Fällen mit einander die größte Ähnlichkeit hat.

* * *

Welche Bedeutung mag nun der Kernfurchung im Leben der *Aulacantha* zukommen?

Zunächst einmal lassen die Beobachtungen erkennen, daß es sich bei der Kernfurchung gegenüber der Mitose um einen wesentlich vereinfachten Kernteilungsmodus handelt. Es werden zwar Chromosomen ausgebildet, aber es fehlt sicher e i n e Spaltung. Dazu kommt, daß die mannigfaltigen Umgruppierungen und Verschiebungen der Chromosomen, wie sie zur Bildung der Äquatorialplatte sowie der Tochterplatten nötig sind, ebenso die späteren Umgestaltungen der Tochterplatten, in Wegfall geraten. Diesen Veränderungen steht bei der Kernfurchung der relativ einfache Vorgang der Bildung einer inneren Höhlung und die Anlage einer zweischichtigen Scheidewand gegenüber. Von der Entstehung eines kernspindelartigen Gebildes ist hier keine Rede, und gleichzeitig bieten die mit der Teilung der Zentralkapsel verknüpften Erscheinungen ein einfacheres Bild. Daß außerdem auch bei der Halbierung des Kernes die Kernmembran erhalten bleibt und die Kernsubstanzen nicht in nähere Beziehungen zum Endoplasma treten, ist als eine weitere Vereinfachung in den Teilungsvorgängen zu erwähnen. So haben wir denn in diesem Falle einen Kernteilungsmodus vor uns, der sich in mancher Hinsicht zwar eng an die Mitose anschließt, der andererseits aber auch gewisse Anklänge an die bei der direkten Kernteilung sich abspielenden Vorgänge erkennen läßt.

Wenn ich nun auch durchaus nicht glauben kann, daß allgemein die amitotische Kernteilung das Anzeichen geringerer Lebenskraft ist, so erscheint es mir doch nicht ausgeschlossen, daß die Kernfurchung sich nur bei schwächlicheren Individuen findet. Schon nach den ersten Veränderungen der Kernstruktur in den vorbereitenden Phasen kommt der weitere Entwicklungsgang zum Stillstand und in seiner Fortsetzung erscheinen Umgestaltungen, die zwar zu

einem ähnlichen Endziel wie bei der Mitose führen, die dieses aber auf einem wesentlich abgekürzten Wege erreichen.

Für die Ansicht, daß das Auftreten der Kernfurchung nur bei weniger kräftigen Individuen zu beobachten sei, spricht auch die oben erwähnte Tatsache, daß dieser Kernteilungsmodus sich stets bei Exemplaren mit sehr kleiner Zentralkapsel fand. Der geringere Kräfte- und Substanzverbrauch, wie ihn der unter Kernfurchung einhergehende Teilungsprozeß erfordert, mag aber vielleicht den Tochterindividuen tür ihr späteres Leben wieder zugute kommen.

Daß es sich bei der Kernfurchung um einen regelmäßig im Entwicklungszyklus wiederkehrenden Fortpflanzungsvorgang handelt, meine ich deswegen nicht annehmen zu sollen, weil die betreffenden Stadien dafür zu selten waren.

Zweiteilung unter Bildung der Manschettenform des Kernes.

(Hierzu Taf. V, Fig. 1 bis 7.)

Zu den eigenartigsten Kernbildungen, die mir beim Studium meines *Aulacantha*-Materials begegneten, gehören die im Folgenden näher beschriebenen Entwicklungszustände. Wegen der Ähnlichkeit der Form, die diese Kerngebilde in späteren Stadien ihrer Umgestaltung mit einer Handmanschette zeigen, habe ich, um mich eines kurzen Ausdruckes bedienen zu können, für diese Zustände die Bezeichnung »Manschettenform« des Kernes gewählt.

Es sei bei dieser Gelegenheit noch erwähnt, daß die in Rede stehenden Kernstadien gar nicht so ganz selten waren, sie fanden sich auf jeden Fall weit häufiger, als die der »Kernfurchung« angehörenden Entwicklungszustände.

Auch in diesem Falle ist die nahe Beziehung zur Mitose unverkennbar; ja, die betreffenden Zustände sind mit dem mitotischen Teilungsmodus noch näher verknüpft, als es die Stadien der Kernfurchung sind. Während nämlich bei der Kernfurchung eine Trennung der Entwicklungsreihen schon vor Erreichung des Stadiums der Äquatorialplatte erfolgt, sind bei der Bildung der Manschettenform sogar alle Entwicklungsstufen bis zur Anlage der fertigen Tochterplatten die gleichen wie bei der eigentlichen Mitose und erst auf diesem Punkte tritt eine Scheidung der beiden Reihen ein.

Entstehung der Manschettenform des Kernes.

Schon bei den die Bildung der Äquatorialplatte einleitenden Zuständen (Textfigur 65, Seite 77) und ebenso bei der vollständig entwickelten Äquatorialplatte selbst (Textfigur 71, Seite 79) finden wir gelegentlich an der aboralen Seite eine mehr oder minder deutliche konkave Einbuchtung in dem Rande der Platte. Auch nach Trennung der Tochterplatten gewahrt man hin und wieder an diesen die gleiche Erscheinung, ohne daß derselben jedoch bei dem regulären Verlauf der Teilung für die weitere Entwicklung irgendeine wichtigere Bedeutung zukäme. Die Tochterplatten weichen auf größere Entfernung aus einander, krümmen sich mit

ihren Rändern nach außen und runden sich endlich unter den Erscheinungen, wie sie in dem Kapitel über die Mitose ausführlicher beschrieben wurden, zu geschlossenen, annähernd kugeligen Kerngebilden ab.

Aber nicht immer nimmt die Entwicklung diesen Gang. Unter den jungen Tochterplattenstadien findet man bisweilen solche, bei denen in der Mitte der aboralen Seite eine besonders tiefe Einbuchtung vorhanden ist (vgl. Textfigur 105). Dreht man die betreffende Zentralkapsel um ihre Hauptachse so weit, daß man die Platten mehr von ihrer Kante her sieht und zwischen denselben hindurchblickt (vgl. Textfigur 106), so erkennt man deutlich einen weiteren Unterschied, der zwischen diesem Entwicklungszustande und dem früher beschriebenen Tochterplattenstadium besteht. Während bei dem normalen Verlauf der mitotischen Kernteilung die Tochterplatten sich vollkommen trennen und sich in paralleler Lage mit überall gleichem Abstande von einander entfernen; weichen bei den hier zu schildernden Kernzuständen die Platten nur in den äußeren Partien aus einander. In der Umgebung der aboralen Einbuchtung ist dagegen die Trennungsbewegung gehemmt; an dieser Stelle sehen wir die Tochter-

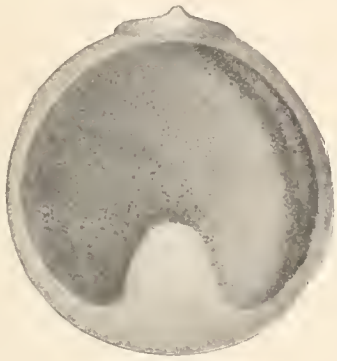


Fig. 105.

Fig. 106.

platten gegen einander gebogen und mit ihren Rändern in naher Berührung mit einander bleiben. So entsteht zunächst ein sattelähnliches Gebilde oder eine Art gebogener Rinne mit parallelen Wänden, deren gewölbter Boden die aborale Einbuchtung umgreift und deren seitliche Wandungen durch die in der Flächenansicht etwa herzförmig erscheinenden Kernplatten gebildet werden.

Zu erwähnen ist noch, daß die Tochterplatten in der aboralen Mittellinie, wo sie zusammenstoßen, bald mit einander verschmelzen, bald durch einen feinen, mehr oder minder deutlichen Längsspalt getrennt bleiben. Am besten ist der Spalt stets an seinen äußeren Enden zu erkennen. Hier ist der Rand der Kernplatten etwas abgerundet oder eingezogen, so daß ein kleiner Winkel, bzw. eine Einkerbung entsteht, in deren Spitze der Spalt einmündet.

Die windschiefe Krümmung der Äquatorialplatte, die man nach deren Spaltung ebenfalls an den jungen Tochterplatten noch bemerkt, tritt auch bei der Bildung der Manschettenform hervor und äußert sich in einer geringen seitlichen Verbiegung der aboralen Kernpartien, infolge deren die beiden seitlichen Flügel nach entgegengesetzen Seiten verlagert erscheinen.

Betrachtet man die Kernplatten von dem oralen oder aboralen Pole der Zentralkapsel aus, so erkennt man ferner, daß sie in dem mittleren Teile ihrer Fläche meist ein wenig

eingezogen, d. h. bikonkav gegen einander gewölbt sind. Die zuletzt geschilderten Verhältnisse sind an Textfigur 104 zu erkennen, die eine Zentralkapsel zu Beginn der Bildung der Manschettenform des Kernes in der Ansicht vom aboralen Pole her zur Darstellung bringt, während Textfigur 105 die Tochterplatten nahezu senkrecht von der Fläche, Figur 106 dieselben mehr von der Kante her gesehen zeigt.

Fig. 107.

Von den Abbildungen auf Tafel V sind Figur 1 bis 3 hierher zu beziehen. Die Bilder geben Querschnitte durch verschiedene Regionen einer in dem behandelten Kernstadien befindlichen Zentralkapsel wieder. Figur 1 zeigt einen Schnitt durch die orale Partie. Wir sehen zwei völlig getrennte, aus nebeneinander liegenden Chromatinfäden bestehende Kernplatten vor uns. Die Chromosomen haben ihre äußeren Enden bereits in die gleiche Ebene eingestellt, so daß die Außenflächen der Platten im Schnitt einen glatten Kontur aufweisen, während an den einander zugekehrten Innenflächen infolge der verschiedenen Länge der Fäden die Begrenzung eine weit weniger bestimmte ist.

Wir haben hier also Verhältnisse vor uns, wie sie uns aus dem Verlaufe der mitotischen Kernteilung bei *Aulacantha* vom Stadium der Tochterplatten her wohl bekannt sind. Auch die protoplasmatischen Teile bieten ein ganz entsprechendes Bild dar. Ich werde die Umwandlungen, die das Endoplasma in gewissen Partien der Zentralkapsel während der Umgestaltungen des Kernes erfährt, weiter unten im Zusammenhange noch kurz behandeln.

So zeigt denn in dieser Phase der Entwicklung ein Querschnitt durch die oralen Regionen des Kerngebildes in keinem wesentlichen Punkte einen Unterschied von einem Schnitt durch das entsprechende Stadium der gewöhnlichen mitotischen Teilung.

Ein anderes Aussehen haben dagegen Schnitte durch die aborale Kernhälfte.

Die nächste Figur der Tafel V (Figur 2) gibt einen Querschnitt aus dem Teile der Zentralkapsel wieder, wo an der höchsten Stelle der aboralen Einbuchtung die beiden Kernplatten mit einander vereinigt sind. Die Randteile der Platten oberhalb und unterhalb der Mitte des Bildes, bei denen die Schnittebene senkrecht zur Fläche steht, lassen gleich deutlich wie die vorige Figur die Fadenstruktur der Chromosomen erkennen, während in den mittleren Partien, wo die Kernplatten in ihrem gewölbten Teile getroffen sind, die Fäden im Querschnitt erscheinen.

In Figur 3 ist noch ein weiterer Schnitt durch die aborale Region der Zentralkapsel näher dem Pole zur Darstellung gebracht. Die Einbuchtung an den Kernplatten und der Zusammenschluß ihrer Ränder in der Umgebung des Ausschnittes machen sich hier in der Weise geltend, daß wir zwei getrennte, mit ihrem geschlossenen Teile einander zugekehrte U-förmige Bögen vor uns sehen, die wiederum deutlich ihre Zusammensetzung aus fadenförmigen Chromatinelementen erkennen lassen. Auch findet man an ihnen die Entstehung aus zwei seitlichen Hälften durch einen feinen Spalt in der Mittellinie angedeutet.

Bei der Weiterentwicklung gewinnt nun die Form des Kerngebildes dadurch ein verändertes Aussehen, daß die äußeren Randpartien der Kernplatten wie zwei Flügel aus-

einanderschlagen, während in der Umgebung der aboralen Einbuchtung die nahe Zusammenlagerung bestehen bleibt. Hatten die Seitenflächen vorher eine im Wesentlichen parallele Lage, so sind sie jetzt rings um die aborale Einbuchtung im Winkel gegen einander geneigt. Die Form des Kernes läßt sich in diesem Stadium etwa mit zwei unvollkommen geschlossenen, mit der kleineren Öffnung einander zugekehrten Trichtern vergleichen. Ein derartiger Entwicklungszustand ist in Textfigur 108 abgebildet worden. Besonders gut bringt ein Vergleich der Figuren 108 und 106, bei denen die Orientierung der Zentralkapsel die gleiche ist, die Änderung der Form zur Anschauung.

Fig. 108.

Im Übrigen haben sich hinsichtlich der feineren Bauverhältnisse keine besonderen Veränderungen vollzogen außer solchen, wie sie auch bei der Mitose in den späteren Stadien der Tochterplatten zu beobachten sind; denn auch im vorliegenden Falle bemerken wir, wie die Ungleichmäßigkeit in der Länge der Chromatinfäden mehr und mehr verschwindet und damit die Begrenzung der Kernplatten an ihren Innenflächen eine bestimmtere, die Dicke der Schicht eine gleichmäßigere wird.

Fig. 109.

Fig. 110.

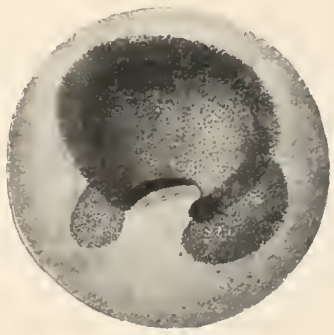


Fig. 111.

In einer späteren Phase der Entwicklung sieht man, wie die Flügel sich noch weiter auseinandergeschlagen haben. Der ungefähr rechte Winkel, den sie in dem vorerwähnten Stadium mit einander bilden mochten, hat sich in einen stumpfen umgewandelt, bei dem die Richtung der Schenkel sich mehr oder minder stark der geraden Linie nähert. So ist es denn zur Ausbildung einer an die Gestalt einer Handmanschette erinnernden Kernform gekommen. Zustände dieser Art sind in verschiedener Orientierung der betreffenden Zentralkapseln in den Textfiguren 109, 110 und 111 abgebildet. Die Ähnlichkeit mit dem genannten Vergleichsobjekt tritt besonders deutlich bei Figur 109 hervor. Was die äußere Beschaffenheit der Platten sonst noch betrifft, so erscheinen ihre Flächen jetzt noch schärfer begrenzt als vorher.

Von diesem Stadium habe ich einen medianen Längsschnitt abgebildet, bei dessen Herstellung die Zentralkapsel so orientiert war, daß die Ebene des Messers senkrecht zu den ursprünglichen Seitenflächen des Kerngebildes stand. Ich verweise hierbei auf Figur 4 der Tafel V. Das Bild zeigt eine ziemlich gleichmäßig dicke, aus eng zusammengelagerten Chromatinfäden bestehende Platte, deren seitliche Flügel in einem gestreckten Winkel gegen einander

geneigt sind. Ein mittlerer Spalt, wie er beispielsweise an dem Kern der in Textfigur 109 dargestellten Zentralkapsel zu beobachten ist, ist in diesem Falle nicht zu erkennen.

Oftmals findet man in solchen späteren Stadien die Chromosomen weniger gut als sonst erhalten, sie erscheinen verquollen und mit einander zu einer einheitlichen Masse verklebt, wie ich es auch häufig in ähnlicher Weise bei fortgeschritteneren Zuständen des Tochterplattenstadiums beobachtete (vgl. Seite 88 und Taf. II, Fig. 11).

Daß bei allen diesen wie auch in den voraufgehenden Zuständen eine Kernmembran fehlt, stimmt mit dem überein, was nach dem Verhalten der Tochterplatten bei der mitotischen Kernteilung zu erwarten war.

Schon bei dem in Figur 4 dargestellten Längsschnitt fällt es auf, daß die Kernplatten sich am äußeren Rande einzukrümmen beginnen. Wir bemerken dieselbe Erscheinung auch an dem Totalbild, wie es uns Textfigur 109 vor Augen führt. Dieser Vorgang deutet uns bereits die Richtung an, in der die weitere Umgestaltung der Kernhälften verläuft.

Zerlegen wir eine Zentralkapsel in einem derartigen vorgeschritteneren Stadium in Querschnitte, so erhalten wir Bilder, wie sie die Figuren 5 bis 7 unserer Tafel V zeigen. Ich habe dabei, um einen direkten Vergleich mit den Figuren 1 bis 3 der früheren Entwicklungsphase zu ermöglichen, aus der Serie des späteren Stadiums entsprechende Schnitte zur Wiedergabe ausgewählt.

Figur 5 gibt einen etwas schief zur Längsachse gerichteten Schnitt durch die orale Partie des Kerngebildes wieder. Man erkennt auf den ersten Blick die erwähnte Art der Umgestaltung der Kernhälften. Von der in der Figur linken Kernhälfte ist die gewölbte Kuppe getroffen, während rechts schon die innere Höhlung angeschnitten ist, die nach außen zu durch den eben noch vom Messer gestreiften umgewölbten Rand der Kernplatte abgeschlossen erscheint. So sehen wir denn auf diesem Punkt die Weiterentwicklung der Kernanlagen schon wesentlich gefördert.

Nicht minder klar tritt der Verlauf der Umgestaltung an Figur 6 zutage, die, wie Figur 2, dem Teile entstammt, wo die Kernplatten mit einander zusammenhängen. In deutlichster Weise macht sich hier die stark bikonkave Krümmung der vorher in den äußeren Partien parallelen Kernplatten bemerkbar. Außerdem zeigt es sich, daß die im mittleren Teile gelegene Brücke bedeutend schmäler geworden ist. Auch in diesem Falle findet sich in dem die Hälften verbindenden Mittelstück ein feiner Spalt angedeutet. Endlich verdient noch das Auftreten kleinerer Chromatinpartikelchen an der Basis der Fäden auf der eingesenkten, ursprünglichen Außenseite der Kernplatten Erwähnung.

Wenden wir uns jetzt dem durch die aborale Kernpartie gelegten dritten Querschnitt zu, den Figur 7 darstellt, so fällt an diesem Bilde nicht nur das starke Auseinanderweichen der Randteile der Kernplatten auf, wodurch der anfänglich hufeisen- oder U-förmige Querschnitt die Gestalt eines in die Breite gedehnten V angenommen hat, sondern man sieht ferner, wie auch in dieser Region die freien äußeren Ränder der Chromatinplatten anfangen, sich nach innen, einander entgegen zu krümmen.

Mit den geschilderten Umwandlungen ist das Stadium der Manschettenform des Kernes erreicht. Welcher Art die Vorgänge sind, die zur Teilung führen, soll in einem der nächsten Abschnitte erörtert werden.

Das Endoplasma.

Ich möchte jetzt zunächst mit einigen Worten auf das Verhalten des Endoplasmas eingehen. Schon weiter oben hob ich kurz hervor, daß bei der Ausbildung der Manschettenform des Kernes ganz ähnliche Protoplasmastrukturen wie bei der mitotischen Kernteilung zu beobachten seien. Der Vergleich bezog sich dort auf das jüngere Tochterplattenstadium einerseits und einen entsprechenden Entwicklungszustand der hier geschilderten Kernteilungsart.

An Fig. 1, Taf. V erkennt man, daß auch bei frühen Manschettenstadien das den Raum zwischen den Kernplatten erfüllende Protoplasma sich durch geringere Färbbarkeit und das Fehlen von Alveolen auszeichnet. Außerdem läßt es eine zarte von einer Kernplatte zur andern sich ausspannende Faserung erkennen. Nach außen zu sehen wir die Kernplatten dagegen von einem anders beschaffenen, mehr oder minder reich alveolisierten Endoplasma umgeben, das sich gewöhnlich noch ein wenig vom Rande her zwischen die Platten vorwölbt.

Die gleichen Verhältnisse zeigen die Schnitte durch die aborale Region des Kerngebildes (Fig. 2 und 3): zwischen den Platten erscheint das Protoplasma blasser gefärbt, alveolenfrei und von feinen Faserzügen durchsetzt. Im vorliegenden Falle bemerkt man außerdem auch noch in dem Gebiete der Einbuchtung, d. h. zwischen den beiden Chromatinbögen, eine durch geringe Alveolisierung ausgezeichnete Protoplasmamasse.

Die Übereinstimmung mit der Mitose, wie sie hinsichtlich der Endoplasmastrukturen hier im Allgemeinen herrscht, bleibt aber auch in den späteren Stadien noch gewahrt. So sehen wir, entsprechend dem Vorgange bei den aus einander weichenden Tochterplatten, im weiteren Verlaufe der Manschettenbildung die Faserung zwischen den Kernplatten allmählich undeutlicher werden. Ebenso kommt es auch bei diesem Teilungsmodus zur Anlage einer zellplattenartigen Differenzierung in der Medianebene zwischen den Kernplatten. In mehreren günstigen Fällen konnte ich diese Bildung bei dem Manschettenstadium des Kernes deutlich nachweisen. Endlich ließ sich bei den letzteren Zuständen das Auftreten eines Ringes von schwächer färbbarem dichterem Protoplasma feststellen (vgl. Taf. V, Fig. 5 bis 7), wie er in gleicher Weise bei der regulären mitotischen Teilung von *Aulacantha* in vorgeschritteneren Tochterplattenstadien zur Beobachtung gelangt (vgl. Taf. II, Fig. 2) und wovon die erste Anlage bei genauerer Prüfung auch schon bei jüngeren Zuständen der Manschettenform gelegentlich zu entdecken ist.

Ich habe über diese Bildung bereits früher ausführlich genug berichtet, um mir bei der bestehenden Ähnlichkeit der Verhältnisse hier ein abermaliges Eingehen auf den Gegenstand ersparen zu dürfen. Immerhin beanspruchen diese Strukturen einiges Interesse, da sie geeignet erscheinen, Licht auf die weiteren Entwicklungsvorgänge bei den in Rede stehenden Stadien zu werfen.

Die Öffnungen der Zentralkapselmembran.

Wenn auch in mehrfacher Beziehung ein unverkennbarer Parallelismus hinsichtlich der Strukturverhältnisse bei den Stadien der beiden Entwicklungsreihen besteht, von denen die eine unter den Erscheinungen der eigentlichen mitotischen Kernteilung, die andere unter Bildung der Manschettenform des Kernes verläuft, so macht sich doch bei aller sonstigen Übereinstimmung

ein deutlicher Unterschied bezüglich des Verhaltens der Kapselöffnungen — wenigstens, soweit es sich um die Parapylen handelt — bemerkbar. Der Weg, den die Entwicklung in diesem Punkte nimmt, führt uns im vorliegenden Falle vielmehr die gleichen Erscheinungen vor Augen, wie sie uns bei der Kernfurchung entgegentraten.

Was das Verhalten der **Astropyle** betrifft, so bot sich uns bei der Kernfurchung dasselbe Bild dar, wie wir es bei der Teilung unter Mitose beobachteten und auch dort, wo es zur Ausbildung der Manschettenform des Kernes kommt, geht die Entwicklung den nämlichen Gang: Bei allen Veränderungen des Kernes sehen wir die Hauptöffnung ihre ursprüngliche Beschaffenheit bewahren, in keinem Falle bemerkte ich bei einem der mir vorliegenden Stadien Anzeichen einer beginnenden Teilung. Es ergibt sich daraus, daß auch hier die Zerlegung der Astropyle in zwei Hälften den allerletzten Phasen des Teilungsvorgangs vorbehalten bleibt.

Anders als bei der Mitose liegen in unserm Falle die Dinge jedoch für die **Nebenöffnungen**, und im Hinblick auf diese Bildungen herrscht, wie erwähnt, Übereinstimmung mit den Erscheinungen bei der Kernfurchung. Es unterbleibt nämlich auch bei den vorliegenden Stadien die Anlage eines zweiten Parapylenpaares. In allen Entwicklungszuständen der Manschettenform des Kernes fand ich nur die beiden primären Nebenöffnungen vor. Die Übereinstimmung mit den Vorgängen bei der Kernfurchung erstreckt sich aber auch auf das Lageverhältnis der Nebenöffnungen zur Teilungsebene. Wie bei dem letzterwähnten Fortpflanzungsmodus, so schneidet auch hier die Trennungsebene der beiden Kapselhälften rechtwinklig durch die Mitte der Verbindungslinie der Parapylen, während bei der Mitose die bereits vor der Teilung der Zentralkapsel vorhandenen zwei Paare von Nebenöffnungen, nämlich die beiden primären und die neugebildeten, kreuzweise, schiefwinklig zur Teilungsebene gelagert sind. Die für die Entwicklungsreihe der Manschettenstadien charakteristischen Lageverhältnisse sind aus Textfigur 112 ersichtlich, die eine Zentralkapsel mit einem allerdings noch jüngeren Kernzustand, von der aboralen Seite her gesehen, zeigt.

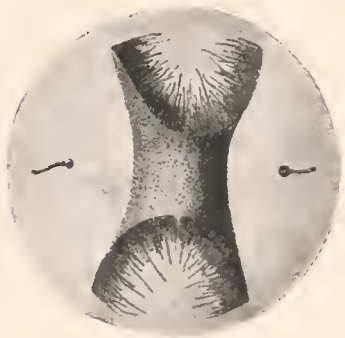


Fig. 112.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß auch hier wieder im Augenblick der Teilung der Zentralkapsel jedes der beiden jungen Individuen nur eine Nebenöffnung besitzt. Erst im Anschluß an die Trennung der Kapselhälften werden auch in diesem Falle die fehlenden neuen Parapylen der Tochterkapseln im Gebiete der Trennungsebene zur Anlage kommen.

Die abschließenden Vorgänge der Teilung und die Beziehungen der Manschettenstadien zu denen der Mitose.

Leider habe ich spätere Zustände der Zentralkapsel als die am Schluß des Abschnittes über die Entstehung der Manschettenform des Kernes (Seite 125 u. 126) beschriebenen, also unmittelbar der Teilung voraufgehende Stadien, nicht aufgefunden, aber die zuletzt geschilderten Erscheinungen weisen uns so deutlich den Weg, den die weitere Entwicklung nehmen wird, daß wir uns doch

mit ziemlicher Sicherheit ein Bild von dem Verlauf der letzten, zur Trennung der Tochterkapseln führenden Prozesse machen können. Einen wertvollen Anhalt bieten uns in dieser Frage die an den entsprechenden Stadien der Mitose und auch bei der Kernfurchung gemachten Beobachtungen; zweifellos wird es sich im vorliegenden Falle um ganz ähnliche Vorgänge handeln, wie sie auch dort den Abschluß der Entwicklungsreihe bilden.

Von der beginnenden Einkrümmung der Randpartien der Kernplatten war schon die Rede. Diese Erscheinung macht offenbar im Verlaufe des Entwicklungsganges weitere Fortschritte und wird zu einer immer mehr zunehmenden Abrundung der Kernhälften führen, gerade so, wie es bei der Kernfurchung und während der Rekonstruktion der Tochterkerne bei der Mitose der Fall ist.

Eine andere, nicht minder wichtige Voraussetzung für die Weiterentwicklung in dem gedachten Sinne wäre der Zusammenschluß der Kernränder an der aboralen Seite und das Verschwinden der zwischen denselben gelegenen Einbuchtung. Diesen Vorgang sehen wir verwirklicht bei der Kernfurchung, und auch bei den beobachteten Stadien der Manschettenform des Kernes machen sich unverkennbare Anzeichen dafür geltend. Wie ein Vergleich der Textfigur 105 mit den Textfiguren 110 und 111 lehrt, findet in den späteren Stadien tatsächlich eine gegenseitige Annäherung der aboralen Kernpartien statt. Das gleiche Bild bietet sich uns auch bei einem Blick auf die Darstellung von Schnitten (Taf. V, Fig. 3 und 7), wo ebenfalls bei dem fortgeschritteneren Entwicklungszustande der die beiden Kernfortsätze von einander trennende Zwischenraum sich merklich verkleinert hat.

Auf diese Weise werden ein paar Kerngebilde entstehen, die mit ihrer nach der Außenseite sich öffnenden Höhlung im Innern, mit den radiär um die letztere angeordneten Chromatinfäden sowie den die zentralen Partien mehr und mehr ausfüllenden feineren Partikelchen den aus der Mitose oder der Kernfurchung hervorgegangenen Kernanlagen recht ähnlich sehen.

Mit der Trennung und völligen Abrundung seiner Hälften wäre für den Kern der Entwicklungsgang in allem Wesentlichen beendet, es bliebe allein die Umwandlung der radiären Fadenstruktur bei den jungen Tochterkernen in die spongiöse, die uns jedoch von den Vorgängen bei der mitotischen Teilung her eine wohlbekannte Erscheinung ist.

Man könnte nun vielleicht gegen den hier angenommenen Verlauf der Vorgänge das Bedenken erheben, daß der die Kernhälften an der aboralen Seite trennende Spalt nicht gerade immer mit dem Fortschreiten der Entwicklung deutlicher wird, sondern daß er manchmal sogar mehr oder weniger vollständig verschwindet. Dieser Einwand kann aber nicht schwer ins Gewicht fallen, da die Durchtrennung des Zusammenhanges der Kernhälften in der Medianlinie für den Organismus eine Aufgabe von durchaus untergeordneter Bedeutung sein würde. Überraschen muß es jedoch, daß trotz der nicht allzu großen Seltenheit der beschriebenen Stadien doch s p ä t e r e Zustände mit selbständig gewordenen und in Rekonstruktion begriffenen Tochterkernen überhaupt nicht zur Beobachtung gelangten. Man könnte aus dieser Tatsache vielleicht sogar Bedenken herleiten gegen die Annahme, daß der Entwicklungsgang wirklich zu einer Teilung führt. Dieses Bedenken würde in gleicher Weise aber auch für jede andere Art der Weiterentwicklung bestehen, und, daß mit dem ältesten von mir beschriebenen Zustande eine

Endphase der Kernentwicklung erreicht sein sollte, ist doch sicher nicht anzunehmen. So werden wir nach anderen Ursachen für die Erscheinung suchen müssen, und da glaube ich, daß vor allen Dingen eine weitgehende Ähnlichkeit der späteren Entwicklungsstadien mit solchen anderer Fortpflanzungsarten, d. h. die Schwierigkeit, jene von diesen zu trennen, dabei in Frage kommt. Wir würden bei dem oben angedeuteten Wege der Weiterentwicklung tatsächlich junge Kerngebilde erhalten, die, wie schon erwähnt, von den durch Mitose oder Kernfurchung entstandenen nicht leicht auf den ersten Blick zu unterscheiden sein würden. So würde gerade das scheinbare Fehlen aller späteren Zustände im vorliegenden Falle viel eher für die Richtigkeit der gemachten Annahme sprechen.

Es fragt sich jetzt nur noch, in welcher Weise die schließliche Teilung der Zentralkapsel erfolgen mag, ob eine allmähliche Durchschnürung mittels einer mehr und mehr in die Tiefe vordringenden Furche stattfindet oder ob sich der Prozeß unter dem Bilde einer einfachen Spaltung der mütterlichen Zentralkapsel und eines Zerfalls derselben in die zwei Tochterkapseln vollzieht.

Es ist bei dieser Gelegenheit darauf hinzuweisen, daß die die Teilung der protoplasmatischen Bestandteile vorbereitenden Erscheinungen hier denjenigen völlig entsprechen, wie wir sie bei der Mitose beobachten, und so werden wir mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen können, daß es sich auch im vorliegenden Falle um eine allmähliche Durchtrennung unter Auftreten einer Furche handelt. Bedenken hiergegen könnte das Verhalten der Nebenöffnungen meines Erachtens kaum erwecken, bezüglich deren, wie wir sahen, die Dinge anders als bei der Teilung unter mitotischer Kernvermehrung liegen, denn ich meine, daß es für den fraglichen Prozeß ohne jede tiefer greifende Bedeutung sein wird, ob das zweite Paar der Nebenöffnungen vor oder nach der Teilung der Zentralkapsel zur Anlage kommt.

Die nahen Beziehungen der vorstehend geschilderten Teilungsvorgänge zur eigentlichen Mitose könnten zunächst wohl daran denken lassen, daß die erst von einem relativ späten Stadium an auftretenden Verschiedenheiten der beiden Entwicklungsreihen nur auf gewisse Hemmungserscheinungen zurückzuführen seien, als deren Folge die Ausbildung der Manschettenform des Kernes sich darstellt.

Wie früher gezeigt wurde, treten auch im Verlaufe der Mitose Entwicklungszustände auf, bei denen die aborale Seite des Kerngebildes eine mehr oder minder tiefe Einbuchtung zeigt. Im vorliegenden Falle bleibt letztere nur länger, d. h. auch noch während des Tochterplattenstadiums, bestehen, wozu als wesentlichster Unterschied noch hinzukommt, daß in der Umgebung des bogenförmigen Ausschnittes die Tochterplatten gegen einander gekrümmt sind. Dadurch, daß in diesem Teile die Kernplatten an einem freien Auseinanderrücken behindert sind, kommt jenes eigenartige Gebilde zu stande, wie ich es als Manschettenform bezeichnet habe. Den veränderten Vorbedingungen für die Weiterentwicklung entsprechend, sehen wir die Ausbildung der jungen Kernanlagen hier dann ebenfalls unter anderen Erscheinungen verlaufen, als im Falle der eigentlichen mitotischen Teilung.

Aber der unter Bildung der Manschettenform des Kernes sich vollziehenden Art der Vermehrung, so eng sie sich auch im Wesentlichen an die Mitose anlehnt, scheint doch ein

höherer Grad von Selbständigkeit zuzukommen, wenn man in Betracht zieht, daß hinsichtlich der Nebenöffnungen die Entwicklung in beiden Fällen einen verschiedenen Weg nimmt. Jedenfalls deuten die Befunde darauf hin, daß es sich bei dem hier geschilderten Entwicklungsgange keineswegs um rein zufällige Deformationen des in mitotischer Teilung begriffenen Kernes und deren Folgeerscheinungen handeln kann. Es wäre nicht recht einzusehen, wie ein solcher Vorgang Einfluß auf die Ausbildung der Nebenöffnungen gewinnen könnte, ebenso spricht aber auch das relativ häufige Vorkommen von Teilungsstadien aus dieser Entwicklungsreihe gegen eine solche Annahme.

Zweiteilung mit direkter Kernhalbierung.

(Hierzu Taf. VII, Fig. 1 bis 10; Taf. IV, Fig. 7.)

Im Gegensatz zu den bisher behandelten, zum Teil recht komplizierten Fortpflanzungserscheinungen, die unter dem Bilde der Mitose oder einer in naher Beziehung zur Mitose stehenden besonderen Art der Kernteilung verlaufen, bieten sich uns bei der Zweiteilung mit direkter Kernhalbierung ziemlich einfache Verhältnisse dar.

Über das Vorkommen der direkten Kernteilung bei Tripyleen habe ich in meinen beiden kurzen Berichten aus dem Jahre 1896 (**1896a** und **b**) die ersten Mitteilungen gemacht.

Zwar wußte uns schon R. Hertwig (**1879**) und ebenso auch Haeckel (**1887, 1888**) von Fällen zu berichten, in denen bei Tripyleen zwei getrennte Kerne innerhalb der Zentralkapsel beobachtet wurden; aber bezüglich der Entstehung dieses Zustandes konnte von ihnen nichts Näheres festgestellt werden. Auch auf Grund der gegebenen Abbildungen ist es nicht leicht, zu einem sicheren Urteil zu gelangen, um welchen Modus der Teilung es sich bei den einzelnen Figuren handelt. Nach meinen Erfahrungen an *Aulacantha* bin ich aber geneigt, wenigstens bei einer der von R. Hertwig (l. c., Taf. X, Fig. 2) abgebildeten zweikernigen Zentralkapseln — sie entstammt einer *Aulosphaera elegantissima* Haeckel[1]) — Kernvermehrung durch direkte Teilung anzunehmen.

Weiterhin hat dann noch Karawaiew (**1895**) und verschiedentlich auch V. Haecker von zweikernigen Individuen berichtet, bei denen zweifellos dieser Zustand auf dem Wege der amitotischen Kernteilung erreicht wurde, ohne daß jedoch die Entstehung, beziehungsweise die Bedeutung des zweikernigen Zustandes von den genannten Forschern richtig erkannt wurde.

Gerade die erwähnten Beobachtungen Karawaiews sind aber der Beurteilung gut zugänglich, denn es handelt sich auch bei seinen Untersuchungen um *Aulacantha scolymantha*, und, wo V. Haecker von den Castanelliden und der Gattung *Aulokleptes* spricht, können wir der Frage nach der Entstehungsweise und Bedeutung des beobachteten zweikernigen Stadiums ebenfalls mit Aussicht auf Erfolg näher treten.

Was zunächst die Castanelliden betrifft, so habe ich selbst seinerzeit schon Exemplare mit zwei Kernen gesehen, die mir zweifellos aus einer amitotischen Teilung des Mutterkernes hervorgegangen zu sein schienen. Dann hat W. J. Schmidt hier in Bonn (**1909**) diesen Fort-

[1]) Nach Haeckel (**1887**, p. 1624) *Aulosphaera cruciata* H.

pflanzungsmodus auch tatsächlich bei den genannten Formen festgestellt und dabei auf die weitgehende Übereinstimmung mit den bei *Aulacantha* bestehenden Verhältnissen hingewiesen. Daß aber auch bei der von V. Haecker beobachteten Aulacanthide *Aulokleptes ramosus* Immerm. direkte Kernteilung besteht, zeigt ein Blick auf die von Haecker (l. c., p. 671, Fig. 213) gegebene Abbildung eines mehrkapseligen Exemplars dieser Art, bei dem zwei Zentralkapseln die charakteristische Spaltung des Kernes zeigen, wie ich sie schon in meiner vorläufigen Mitteilung (**1896a**, p. 307) beschrieb.

Ich werde im Folgenden den Verlauf der Teilungsvorgänge bei direkter Kernhalbierung näher schildern und komme auf die Kennzeichen und Unterscheidungsmerkmale, die für diese Fortpflanzungsart charakteristisch sind, weiter unten noch im Einzelnen zurück. Hier will ich aber gleich erwähnen, daß die von V. Haecker (**1908**, p. 671) mit Rücksicht auf den Zeitpunkt der Kapselteilung vorgeschlagene Unterscheidung eines *Aulacantha*- und eines *Aulosphaera*-Typus nicht aufrecht zu erhalten ist. Die von Haecker bemerkten Unterschiede im Typus der Kapselteilung stehen, wie ich betonen muß, nicht im Zusammenhange mit der Zugehörigkeit des Objekts zu der einen oder andern Gattung, sondern sie bezeichnen gewisse Besonderheiten, die sich mit dem Kernteilungsmodus verknüpfen. Doch davon später.

Ich beginne mit einer Darstellung meiner Befunde an *Aulacantha*, um im Anschluß daran die bei anderen Tripyleen gemachten einschlägigen Beobachtungen zu behandeln.

Verhalten des Kernes. — Formveränderung der Zentralkapsel.

Wie wir früher gesehen haben, bildet im ruhenden *Aulacantha*-Kern das Chromatin ein grob spongiöses Gerüst mit einer dichteren zentralen Masse von unregelmäßig rundlicher Form, in deren Umgebung die Chromatinzüge eine im Wesentlichen radiäre Anordnung erkennen lassen. Diese Strukturverhältnisse, die im Einzelnen näher bei Besprechung der die Mitose einleitenden Vorgänge geschildert wurden, erfahren auch keine Veränderung, wenn der Kern sich zur direkten Teilung anschickt.

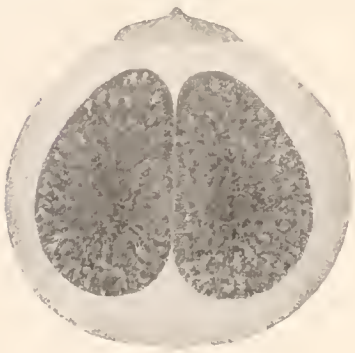


Fig. 113.

Das erste deutlichere Anzeichen der beginnenden Halbierung besteht bei dem Kern in dem Auftreten eines feinen Spaltes, der sich vom oralen nach dem aboralen Pole durch die Mitte des Kernes hindurchzieht (vgl. Textfigur 113; Taf. VII, Fig. 1, linke Zentralkapsel). Die Ebene des Kernspaltes, die auch gleichzeitig die spätere Teilungsebene der Zentralkapsel bezeichnet, fällt weder mit der Frontalebene der Zentralkapsel zusammen, noch steht sie genau senkrecht zu ihr, die beiden Ebenen schneiden sich vielmehr unter einem schiefen Winkel. In dieser Beziehung bestehen also ganz entsprechende Verhältnisse, wie wir sie bei der Teilung unter mitotischer Kernvermehrung antrafen.

Der Spalt halbiert in Folge seiner Lage die zentrale dichtere Chromatinansammlung des Kernes, deren Hälften sich sofort wieder abzurunden beginnen und, auseinanderrückend, zu den Zentren der beiden Tochterkerne werden. Gleichzeitig bildet sich an den inneren, einander zu-

gekehrten Seiten die gestörte radiäre Anordnung der Chromatinstränge von neuem aus. Während dieser Vorgänge verschwindet keinen Augenblick die den Kernraum gegen das Endoplasma abgrenzende Membran, und in den frühesten Stadien des Teilungsprozesses (vgl. Taf. VII, Fig. 2) wird der feine Spalt zwischen den Kernhälften nur durch die zunächst als ein einheitliches Häutchen erscheinenden beiderseitigen Kernwandungen gebildet. Erst späterhin tritt mit dem Auseinanderrücken der jungen Kerngebilde eine Zerklüftung der trennenden Schicht in zwei gesonderte Membranen ein.

Bei dieser Art der Teilung bleibt somit, da der Vorgang unter vollkommener Halbierung aller Kernsubstanzen verläuft, für die Tochterkerne in allen wesentlichen Teilen der Zustand des Mutterkernes erhalten und nach erfolgter Trennung unterscheiden sie sich von letzterem, abgesehen von der geringeren Größe, hauptsächlich nur durch ihre mehr oder minder halbkugelige Gestalt. Diese ist aber in Folge der vollendeten Abplattung der Trennungsflächen so charakteristisch, daß überall da, wo eine derartige Form der Kerne beobachtet wird — so auch bei der erwähnten Figur Haeckers von *Aulokleptes* — auf eine voraufgegangene direkte Teilung geschlossen werden darf.

In den ersten Stadien der Spaltung des Kernes bewahrt die Zentralkapsel zunächst fast unverändert ihre ursprüngliche Gestalt und auch die Kernhälften zeigen zusammen, als Ganzes genommen, noch etwa die äußere Form des mütterlichen Kernes.

Die weiteren Umgestaltungen bis zum Vollzug der Teilung der Zentralkapsel sind, abgesehen von Veränderungen der Kernstruktur, auf die ich weiter unten noch einzugehen haben werde, im Allgemeinen ziemlich einfacher Natur. Vor allen Dingen ist zu bemerken, daß die Tochterkerne sich mehr und mehr abrunden und daß die trennende Scheidewand zwischen denselben, die anfänglich im größten Teil ihrer Ausdehnung nur die Stärke einer kräftigen Membran aufwies, an Dicke zunimmt. Diese Erscheinungen gehen mit einer Streckung der Zentralkapsel in der Richtung der Tochterkerne Hand in Hand. Textfigur 114 gibt einen solchen etwas fortgeschritteneren Entwicklungszustand wieder. Die Abbildung zeigt außerdem auch noch eine Teilung der Hauptöffnung und das Auftreten einer ringförmigen Unterbrechung der Kapselmembran. Da ich diese letzteren Dinge jedoch später im Zusammenhange behandeln möchte, so will ich mich hier auf den Hinweis beschränken.

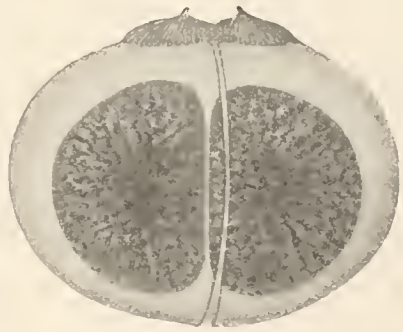


Fig. 114.

Die an dieser Stelle zunächst in Frage kommenden Verhältnisse sind auch gut aus dem Schnittbilde Fig. 3, Taf. VII ersichtlich, an dem die Vergrößerung des senkrecht zur Teilungsebene stehenden Querdurchmessers der Zentralkapsel deutlich in die Erscheinung tritt; ebenso erkennt man die vollkommen durchgeführte Trennung der Kerne, deren Membranen sich an der Berührungsfläche durch das Dazwischentreten einer dünnen Protoplasmaschicht von einander gesondert haben.

Textfigur 115 stellt einen späteren Zeitpunkt in dem Prozeß der Teilung dar. Die Streckung der Zentralkapsel hat gegenüber dem in Textfigur 114 wiedergegebenen Zustand

noch mehr zugenommen. Die Kerne erscheinen als völlig abgerundete Gebilde. Sie sind weit auseinander gerückt und zeigen bei dem abgebildeten Exemplar einen besonders großen Abstand[1]). Alles deutet darauf hin, daß die betreffende Zentralkapsel unmittelbar vor der Durchteilung steht.

In einigen ganz wenigen Fällen, bei *Aulacantha scolymantha* nur ein einziges Mal, beobachtete ich, daß auf dem Wege der direkten Teilung aus einem Mutterkern drei Tochterkerne hervorgegangen waren. Es war dies ein schon fortgeschritteneres Stadium. Die Kerne waren bereits gut abgerundet. Sie erschienen nicht in einer Reihe angeordnet, sondern im Dreieck, so daß einer derselben vor dem Zwischenraum der beiden anderen lag. Die betreffende Zentralkapsel mit einem Teil des Phaeodiums und einer Anzahl abgebrochener Radialstacheln findet sich auf Taf. VII, Fig. 8 im Bilde wiedergegeben. Ich habe das Exemplar außerdem auch in Querschnitte zerlegt, von denen einer aus der Mitte der Serie in Fig. 9 der bezeichneten Tafel dargestellt worden ist. Die Zentralkapsel ist in Folge der besonderen Lage der Kerne im Querschnitt fast dreieckig.

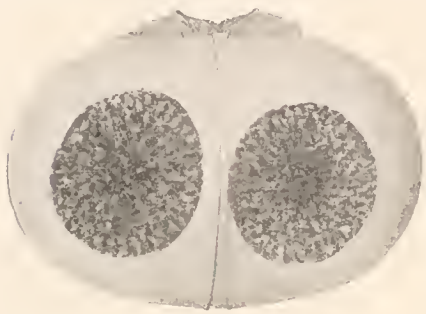


Fig. 115.

Es sei bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen, daß das Resultat einer Dreiteilung auch bei der Mitose des *Aulacantha*-Kernes einmal zur Beobachtung kam. In jenem Falle handelte es sich um eine dreiflügelige Äquatorialplatte (vgl. weiter oben, Seite 80). Während es unter Berücksichtigung der späteren Umgestaltungen bei der Mitose wohl als sicher ausgeschlossen gelten kann, daß es zur Bildung dreier Tochterkerne und Zentralkapseln kommt, spricht bei der direkten Teilung alles zu Gunsten dieser Annahme.

Im Hinblick auf die Kernstruktur bemerkte ich weiter oben, daß durch das Auftreten des Kernspaltes die radiär-spongiöse Anordnung der Chromatinzüge nicht verändert werde, bzw., daß sich die ursprüngliche Struktur bei den jungen Tochterkernen in gleicher Weise wieder herausbilde (vgl. Taf. VII, Fig. 2). Es sind mir zweifellose Fälle begegnet, wo der gleiche Bau dann auch später noch erhalten blieb, so daß die Kerne offenbar noch im Ruhestadium in das von den selbständig gewordenen Tochterkapseln begonnene Leben eintraten. Die drei Textfiguren 113 bis 115 illustrieren diesen Entwicklungsgang. Ich habe aber den bestimmten Eindruck gewonnen, daß dieses Verhalten die Ausnahme darstellt und daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle gleich nach der Spaltung des Kernes die Tochterkerne mit der Vorbereitung für die nächste, und zwar für eine auf mitotischem Wege erfolgende, Teilung beginnen.

Vergleichen wir Fig. 3 auf Taf. VII mit Fig. 2, so erkennen wir bei ersterer eine merkliche Verfeinerung der Chromatinstränge und der zentralen Massen, wie eine solche das charakteristische Anzeichen der beginnenden Mitose darstellt. Auch bei dem dreikernigen Exemplar (Fig. 9) sind die Chromatinmassen schon feiner verteilt, als dies im ruhenden Kern der Fall zu sein pflegt, wenn auch die Entwicklung noch nicht ganz so weit fortgeschritten ist, wie bei dem vorerwähnten Individuum (Fig. 3).

[1]) Eine derartig beträchtliche Entfernung zwischen den Kernen ist mir bei keinem andern in direkter Kernteilung begriffenen Individuum von *Aulacantha* wieder begegnet.

Die folgenden Vorgänge am Kerne, so weit ich sie beobachtet habe, sind völlig die gleichen, wie sie bei Besprechung der Mitose bereits von mir geschildert wurden, so daß ich mich mit einem Hinweis auf die betreffenden Ausführungen begnügen kann. Erwähnt sei hier nur noch, daß alle Umwandlungen der Struktur sich an den Tochterkernen gleichzeitig vollziehen, so daß man sie stets beide in demselben Zustande der Entwicklung findet.

Von späteren Stadien aus der Reihe der vorbereitenden Phasen habe ich hier nur noch eine Abbildung gegeben (Fig. 7). Sie zeigt die beiden Tochterkerne durch einen etwas größeren Zwischenraum von einander getrennt. An Stelle des spongiösen Maschenwerkes sehen wir feine Chromatinfäden ausgebildet, die ihrerseits noch deutlich eine radiäre Anordnung erkennen lassen. Weiter in der Entwicklung fortgeschrittene Kernzustände habe ich bei noch in Teilung begriffenen Zentralkapseln nicht beobachtet. Dagegen fand ich des öfteren junge, eben selbständig gewordene Kapseln, deren Kerne Fadenstruktur zeigten. Danach dürfte dieses Kernstadium den Grenzpunkt bezeichnen, bis zu welchem bei der Teilung die Hälften mit einander im Zusammenhange bleiben.

Fig. 116. Zentralkapsel von *Halocella inermis* V. Haecker; zweikerniges Stadium. Nach Schröder. (Dort als *Halocella gemma* Borgert bezeichnet.)

Die Beobachtung, daß schon der mütterliche Kern gelegentlich einmal in die Vorbereitung zur Mitose einträte und dann erst die Durchspaltung erfolge, habe ich, wie ich noch bemerken will, nicht gemacht; die Verfeinerung der Kernstruktur, die die mitotische Teilung einleitet, zeigte sich stets erst nach Auftreten des Spaltes.

Die gleichen Erscheinungen, wie ich sie bei der amitotischen Kernteilung von *Aulacantha* sah, konnte Schmidt für *Castanidium* feststellen. Er schildert (l. c., p. 269), wie zunächst

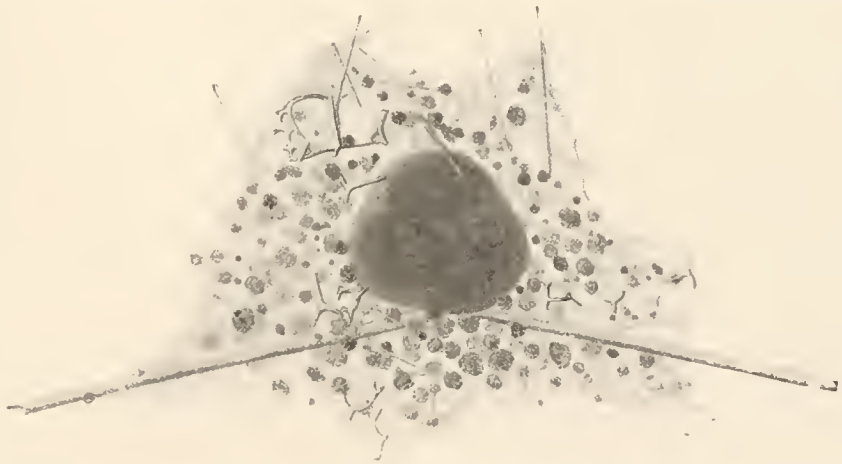


Fig. 117. *Phaeocolla floridiana* Borgert.
Ein Individuum mit drei durch direkte Teilung entstandenen Kernen im Innern der Zentralkapsel. Original.

»eine manchmal minimal dünne Protoplasmaschicht« die beiden Tochterkerne von einander trenne und wie die letzteren dadurch an dieser Stelle »stark abgeflacht« würden. Auch die bei *Aulacantha* mit dem Auseinanderweichen der Kerne einhergehende Abrundung derselben sowie die Streckung der Zentralkapsel in der Richtung der sich von einander entfernenden Tochterkerne wird für *Castanidium* in gleicher Weise dargestellt, wie diese Vorgänge bei *Aulacantha* in die Erscheinung treten (vgl. die auf Tafel IV nach der Abbildung Schmidts wiedergegebene Figur 7). Ja, selbst die Vorbereitung der durch Amitose entstandenen Tochterkerne auf eine folgende Mitose läßt sich bei *Castanidium* ebenso wie bei *Aulacantha* beobachten.

Wenngleich die direkte Kernteilung unter den Tripyleen eine weit verbreitete Erscheinung ist, so möchte ich eines hierher gehörenden Fundes doch noch besonderer Erwähnung tun. Es handelt sich dabei um ein von Schröder (**1913**) beobachtetes zweikerniges Exemplar von *Halocella* (vgl. Textfigur 116). Die beiden Tochterkerne erscheinen in der von Schröder gegebenen Abbildung bereits gut abgerundet. Der Umstand, daß die Kerne keine radiäre Fadenstruktur, sondern eine körnige Beschaffenheit des Chromatins aufweisen, deutet auf voraufgegangene amitotische Kernhalbierung hin. Im Zusammenhange mit den für die gleiche Atlanticellidenform weiter oben (Seite 82 und 85) beschriebenen Stadien der mitotischen Teilung gewinnt der Fund für uns ein besonderes Interesse, obwohl leider über die sonstigen Einzelheiten des Teilungsprozesses, vor allem auch bezüglich der Halbierung des Protoplasmakörpers, nichts auszusagen ist.

Endlich sei auch noch auf ein paar von mir beobachtete weitere Fälle der Dreiteilung des Kernes hingewiesen. In Textfigur 117 sehen wir eine *Phaeocolla floridiana* dargestellt. Die zweifellos durch Amitose aus einem Mutterkern entstandenen drei Tochterkerne zeigen die gleiche Lagerung, wie sie unter entsprechenden Umständen bei *Aulacantha* angetroffen wurde. Auch von *Challengeron balfouri* (J. Murray) fand ich ein Individuum (vgl. **1911 b**, Taf. XXXIII, Fig. 5), das hier als ferneres Beispiel amitotischer Dreiteilung des Kernes anzuführen wäre. Danach scheint es, als ob diese Art der Kernzerlegung durchaus nicht als besondere Seltenheit zu gelten hat.

Das Endoplasma.

Bei der Mitose des *Aulacantha*-Kernes sehen wir das intrakapsulare Protoplasma eine nicht unwesentliche Rolle spielen. In Folge der Auflösung der Kernmembran tritt es in nächste Beziehung zu den Bestandteilen des Kernes und es vollziehen sich an ihm Umwandlungen verschiedener Art, die seine Teilung vorbereiten. Im Gegensatz dazu nimmt im Falle der direkten Kernhalbierung das Endoplasma keinen aktiven Anteil an den Vorgängen der Teilung. Es erfährt keinerlei besondere Strukturveränderungen, bewahrt vielmehr während aller sich sonst vollziehenden Wandlungen im Großen und Ganzen sein ursprüngliches Aussehen. Erst im Moment der Teilung wird seine Masse durch einfache Zerschneidung in zwei gleiche Hälften zerlegt. Dieser Umstand zeigt, daß die zellplattenartige Differenzierung, wie sie in anderen Fällen bei *Aulacantha* zu beobachten ist, für diese Form durchaus kein unentbehrliches Requisit der Teilung darstellt.

Bezüglich des Verhaltens des Endoplasmas in den die Teilung einleitenden Stadien wäre nur zu erwähnen, daß, sobald die Spaltung des Kernes beginnt, das Endoplasma zwischen die

Hälften eindringt und den Raum ausfüllt. Abgesehen von den Randpartien, wo durch die Abrundung der beiden Kernhälften ein breiterer, sich nach innen zu verschmälernder Zwischenraum gebildet wird, ist die die jungen Tochterkerne von einander trennende Protoplasmaschicht zunächst nur sehr dünn (vgl. Taf. VII, Fig. 3). In Folge dessen vermissen wir in den mittleren engeren Teilen des Spaltraumes anfänglich auch jede deutlichere Alveolisierung, die von den breiteren Randpartien aus zwischen die Kerne vordringt. Zunächst treten einzelne länglich gestreckte, schmale Alveolen auf, diese runden sich dann später vollkommener ab, wenn sich ihnen mit der Dickenzunahme der trennenden Schicht der nötige Raum dazu bietet.

Daß das Auftreten »bläschenförmiger Einschlüsse« bei diesem Fortpflanzungsmodus nicht zu beobachten ist, sei der Vollständigkeit wegen noch bemerkt.

Ringförmige Durchtrennung der Kapselmembran.

Der einfachen Art der Teilung des Kernes entspricht auch der vereinfachte Modus der Kapselteilung. Während bei der Kernvermehrung durch Mitose eine äußere Furche an der Zentralkapsel auftritt, die von der aboralen Seite her zwischen die in Rekonstruktion begriffenen Tochterkerne vordringt und so eine allmähliche Zerlegung der Kapsel in zwei gleiche Hälften bewirkt, vollzieht sich die Durchteilung im vorliegenden Falle in der Weise, daß die in der Teilungsebene gelegene Protoplasmaschicht. die während aller sonstigen Umwandlungen in voller Dicke erhalten bleibt, erst im Moment der Trennung der Hälften eine Spaltung erleidet.

Eine Vorbereitung erfährt der Teilungsprozeß der äußeren Partien der Zentralkapsel nur durch das Auftreten einer ringförmigen, die Zentralkapsel in der Ebene des Kernspaltes an der Oberfläche umgreifenden zarten Rille, die sich als eine Unterbrechung der Kontinuität der derben Kapselmembran darstellt. Die seitlichen Ränder der Membran erscheinen an dem konservierten Material meistens etwas verdickt, sie divergieren in ihrem Verlaufe gewöhnlich ein wenig in der Nähe des aboralen Poles, während sie im Übrigen eine parallele Richtung innehalten. Am oralen Pole der Zentralkapsel ist der Ring auf eine kurze Strecke durch die Hauptöffnung unterbrochen. Er tritt beiderseitig in der Mittellinie, wo späterhin die Trennung der Hälften erfolgt, an die Astropyle heran. Man sieht diese Dinge deutlich an den Textfiguren 114 und 115. Außerdem verweise ich auch noch auf die Schnittbilder der Tafel VII, an denen die Unterbrechung der Membran, sowie hier und da auch die leichte Verdickung der Randstellen gut erkennbar ist.

Ich möchte an dieser Stelle gleich noch bemerken, daß die Durchtrennung der Kapselmembran, wie sie hier für *Aulacantha* geschildert wurde, sich in ganz ähnlicher Weise auch bei *Castanidium* vollzieht. Schmidts Darstellung (l. c., p. 270) läßt dies mit aller Deutlichkeit erkennen.

Eine Durchschneidung der Kapselmembran in der Teilungsebene kommt auch dort zur Ausbildung, wo der Teilungsprozeß zur Entstehung dreier Tochterkerne führt. In diesem Falle findet man statt der einfachen ringartigen Rille in der Membran drei bogenförmige Unterbrechungslinien entwickelt, die von dem oralen nach dem aboralen Pole der Zentralkapsel verlaufend, den zwischen den Kernen gelegenen drei Trennungsebenen angehören (vgl. hierzu den Querschnitt Fig. 9 auf Taf. VII).

Zu erwähnen habe ich noch, daß das Endoplasma im Grunde der Rille nicht nackt zutage liegt, sondern, daß es von einem zarten Häutchen bedeckt wird. Offenbar ist es die feine innere Lamelle der zweischichtigen Kapselmembran, also die sog. Endocapsa, die hier die Oberfläche bildet, während sich die Unterbrechung nur auf die derbe äußere Schicht, die Ektocapsa, beschränkt.

Was schließlich noch den Zeitpunkt betrifft, in dem der ringförmige Einschnitt in der Kapselmembran zur Anlage kommt, so geht schon aus dem in Fig. 2 der Taf. VII wiedergegebenen Schnittbilde hervor, daß die Unterbrechung bereits in einer recht frühen Phase des Teilungsprozesses, d. h. in einem Entwicklungsstadium, das die beiden Tochterkerne erst durch eine feine Scheidewand getrennt zeigt, sich ausgebildet findet. An Totalpräparaten konnte ich die feine Rille, die ohnehin bisweilen nur ziemlich schwer zu sehen ist, nicht überall in den ersten Stadien der Teilung entdecken (vgl. Textfigur 113). Ich möchte nach meinen Beobachtungen annehmen, daß sie den allerfrühesten Teilungszuständen noch fehlt und daß sie dann gleichzeitig mit dem Beginn der Teilung der Hauptöffnung angelegt wird.

Die Öffnungen der Zentralkapselmembran.

Von den Öffnungen der Zentralkapselmembran zeigt die **Astropyle** ein Verhalten, das für den in Rede stehenden Fortpflanzungsmodus ganz charakteristisch ist, und das deutlich abweicht von den Erscheinungen, wie sie an der Hauptöffnung im Verlaufe der unter mitotischer Kernvermehrung vor sich gehenden Zweiteilung zu beobachten sind.

Während im letzteren Falle die Astropyle lange Zeit ungeteilt bleibt, und erst in den Schlußstadien der Rekonstruktion der Tochterkerne eine Zerlegung in zwei Hälften erfährt, sehen wir bei der direkten Kernhalbierung sehr früh schon eine Teilung der Hauptöffnung in zwei sekundäre Astropylen für die Tochterkapseln sich vollziehen. Nur in den allerersten Phasen des Fortpflanzungsprozesses finden wir den einfachen runden Öffnungsdeckel von leicht gewölbter Form, wie ihn *Aulacantha* für gewöhnlich besitzt, mit der Öffnung in der Mitte und den radiär um das Zentrum angeordneten Lamellen im Innern. Ein derartiger früher Entwicklungszustand, bei dem die Astropyle noch keinerlei Anzeichen der bevorstehenden Teilung erkennen läßt, ist in Textfigur 113 zur Darstellung gebracht. Die Zentralkapsel besitzt noch die gewohnte, annähernd kugelige Gestalt. Der Kern ist zwar bereits durchgeteilt, doch ist die Zwischenwand, die die Hälften von einander trennt, noch außerordentlich dünn.

In den unmittelbar anschließenden Stadien, bei denen die Tochterkerne sich schon etwas mehr abgerundet haben und gleichzeitig damit eine stärkere Streckung der Zentralkapsel in der Richtung der Querachse stattgefunden hat, ist das Bild, das die Astropyle darbietet, schon verändert (vgl. Textfigur 114). Die ursprünglich einfache Hauptöffnung ist zweiteilig geworden, und jede Hälfte trägt auf der Höhe eine besondere Mündung. Die in die äußere Membran einschneidende Rille tritt an den Öffnungsdeckel in der Mittellinie heran, wo die beiden Hälften noch zusammenhängen und in Folge der Rundung die den Rand des Deckels bezeichnende Linie nach innen eingezogen ist.

Ein Querschnitt durch eine in Teilung begriffene Astropyle zeigt in diesem Stadium das Aussehen, wie es Fig. 5 auf Taf. VII wiedergibt. Der Außenkontur des Öffnungsdeckels weist

in der Medianlinie an den einander gegenüberliegenden Seiten eine deutliche Einbuchtung auf. Im Innern deuten die beiden helleren Zentren die Lage der Mündungen an. Um diese herum sehen wir zwei gesonderte radiäre Lamellensysteme ausgebildet, die dort, wo sie sich gegenseitig berühren, ineinandergreifen, aber dabei doch bereits gut die Ebene erkennen lassen, in der späterhin die Trennung erfolgt.

Wo der mütterliche Kern durch direkte Teilung in drei Tochterkerne zerfällt, kommt es auch zur Ausbildung von drei Astropylen. Die Art und Weise, wie sich an der primären Hauptöffnung die Dreiteilung vollzieht, bringt Fig. 10 auf Taf. VII zur Anschauung. Die Abbildung gibt einen etwas schief zur Hauptachse gerichteten Querschnitt durch die in Teilung begriffene Astropyle der betreffenden Zentralkapsel wieder. Man erkennt unschwer die drei noch ineinanderfassenden radiären Lamellensysteme mit ihren durchsichtigeren Zentren.

Mit dem Auseinanderrücken der Tochterkerne und ihrer weiteren Abrundung geht auch eine vollständigere Ausbildung der beiden Astropylen-Anlagen einher. Die Entfernung zwischen den Mündungen wird größer und die radiären Lamellensysteme in ihrer Umgebung vervollständigen sich mehr und mehr. Einen derartigen späteren Entwicklungszustand habe ich in Textfigur 115 dargestellt. Die Zentralkapsel steht unmittelbar vor der Durchteilung. Die neuen Hauptöffnungen sind so gut wie vollständig ausgebildet und hängen nur noch an einer schmalen Stelle mit einander zusammen.

Im Querschnitt gewährt ein ähnlich weit fortgeschrittenes Stadium der jungen Astropylen den Anblick der Fig. 6 auf Taf. VII. Wir sehen, wie die Lamellen rings um die Zentren die charakteristische radiäre Anordnung zeigen. Die beiden Systeme greifen jetzt nicht mehr in einander, sondern sie sind bereits durch einen feinen Zwischenraum getrennt. Der nächste Entwicklungsschritt wird diese Gebilde mit der Durchteilung der Zentralkapsel zur vollen Selbständigkeit bringen.

Daß die im Vorstehenden nach meinen Beobachtungen an *Aulacantha* geschilderte Art der Astropylenteilung für die Amitose der Tripyleen in weiterem Umfange charakteristisch ist, läßt die von Schmidt (l. c., p. 270) gegebene Darstellung erkennen. Er beschreibt, wie bei der Halbierung der Hauptöffnung gelegentlich der direkten Kernteilung von *Castanidium* zunächst »eine Umordnung der Lamellen um zwei Zentren« eintritt und »auf etwas weiter fortgeschrittenen Teilungsstadien zwei kreisförmige Lamellensysteme« erkennbar sind, »die sich in ihrer Peripherie berühren« (vgl. hierzu die nach Schmidts Zeichnung wiedergegebene Figur 7, Tafel IV).

Bezüglich der **Parapylen** ist zunächst zu bemerken, daß die beiden primären Öffnungen einer Ebene angehören, die zwischen der durch den Kernspalt bezeichneten und der senkrecht dazu gerichteten Längsebene gelegen ist. Es wurde dies weiter oben schon in anderer Form erwähnt, als ich hervorhob, daß die Ebene des Kernspaltes und die Frontalebene sich unter einem schiefen Winkel schneiden. Ich wies bei der Gelegenheit auch bereits darauf hin, daß das Lageverhältnis der Parapylen zur Teilungsebene der Zentralkapsel mithin genau das gleiche sei, wie im Falle der mitotischen Kernvermehrung. Ich will hier auf Fig. 4, Taf. VII aufmerksam machen, wo ein Querschnitt durch die aborale Hälfte einer mit zwei durch direkte Teilung

entstandenen Kernen ausgestatteten Zentralkapsel wiedergegeben ist, in den in Folge günstiger Orientierung des Objektes beim Schneiden gleichzeitig beide primären Nebenöffnungen gefallen sind.

Auch bei der Teilung unter amitotischer Kernvermehrung entwickeln sich bereits während des Teilungsprozesses zwei sekundäre Parapylen, so daß nach der Trennung der Tochterkapseln jede derselben schon zwei Nebenöffnungen aufzuweisen hat.

Die Lage der jungen Nebenöffnungen entspricht auch vollkommen derjenigen, die diese Neubildungen im Falle der mitotischen Kernteilung zeigen. Hier wie dort sehen wir die jungen Parapylen sich in einer senkrecht zur Hauptachse gerichteten Ebene entwickeln, die annähernd gleichen Abstand vom oralen und aboralen Pole der Zentralkapsel hat, während die beiden primären Nebenöffnungen näher dem aboralen Kapselpole gelegen sind. Wie bei der Zweiteilung unter Mitose, so sind auch im vorliegenden Falle die beiden durch die Mitte der Astropyle gehenden Ebenen, in denen einerseits die ursprünglichen, andererseits die neu gebildeten Parapylen liegen, mit einander gekreuzt. Sie schneiden sich in der Teilungsebene der Zentralkapsel, gegen die sie spitzwinklig geneigt sind.

Diese Dinge dürften durch den Hinweis auf die abgebildeten Querschnitte klarer verständlich werden. In Fig. 7 auf Taf. VII haben wir einen der mittleren Schnitte vor uns, der rechts oben und links unten die beiden neu angelegten Nebenöffnungen aufweist. Die primären Parapylen würden in einem der kleineren mehr aboralen Querschnitte, und zwar bei der gleichen Orientierung kreuzweise zu den ersteren, d. h. links oben und rechts unten zu suchen sein. Um die vier Parapylen in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen beisammen zu haben, wäre es nur nötig, ein paar entsprechende, gleich orientierte Querschnitte, wie beispielsweise Fig. 4 und Fig. 7 der Taf. VII mit einander zu kombinieren[1]). So viel über die relativen Lageverhältnisse der alten und der neu angelegten Parapylen.

Hervorzuheben ist weiter noch, daß auch die absolute Lage der Öffnungen bei direkter Teilung des Kernes regelmäßig die gleiche ist und in diesem Punkte wiederum Übereinstimmung mit den Befunden bei der mitotischen Teilung herrscht. So ist denn die Verschiedenheit in den Abbildungen, von denen beispielsweise Fig. 7 die jungen Nebenöffnungen in entgegengesetzter Lage im Vergleich mit Fig. 2 zeigt[2]), nur eine Folge der verschiedenen Orientierung der Schnitte beim Zeichnen. Im ersteren Falle ist das Objekt vom aboralen Pole aus gesehen, das andere Mal von der oralen Seite her dargestellt. (Vgl. hierzu weiter oben, Seite 98; Taf. I, Fig. 8 und 9, Taf. II, Fig. 1 und 2[3]).

---

[1]) Die in den Bildern zum Ausdruck kommende Verschiedenheit der Kernstadien braucht nicht weiter in Betracht gezogen zu werden. Der zu Fig. 4 gehörende mehr mediane Querschnitt Fig. 3, der andernfalls zum Vergleich heranzuziehen gewesen wäre, läßt die neugebildeten Parapylen vermissen. Sie waren auf zwei der benachbarten Schnitte verteilt, die sich, da es mir bei dem Bilde in der Hauptsache auf die Kerne ankam, weniger gut für die Wiedergabe eigneten. Wir würden uns die jungen Nebenöffnungen in der Figur links unten und rechts oben zu denken haben.

[2]) Die letztere Figur weist nur eine der beiden Neubildungen auf, die andere junge Parapyle befand sich in dem nächsten Querschnitte. Eine hellere Protoplasmastelle am linken oberen Rande verrät jedoch auch hier schon den Ort ihrer Lage.

[3]) Die vergleichsweise schwache Andeutung der Parapylen in einzelnen der Bilder ist auf die Reproduktion zurückzuführen.

Bei dem schon mehrfach erwähnten dreikernigen Exemplar von *Aulacantha* fand ich entsprechend der Kernzahl auch drei primäre Nebenöffnungen entwickelt, neben jedem Kern eine. Ebenso ließen sich drei junge Parapylen nachweisen. Sie lagen in der Gegend des größten Querschnittes, alternierend mit den primären Nebenöffnungen, also in gleicher Weise verteilt, wie dies bei der Zweiteilung des Kernes der Fall ist.

Was die Entwicklungsstufe betrifft, auf der die neuen Nebenöffnungen angelegt werden, so läßt sich der Zeitpunkt hier nicht so gut fixieren wie bei der Teilung unter Mitose. Dort findet man die ersten Stadien der neu entstehenden Parapylen zur Zeit des zweiten Knäuels. Im vorliegenden Falle sehen wir sie in der Ausbildung schon verhältnismäßig weit fortgeschritten, wenn der Zustand des Kernes noch auf den ersten Beginn des Teilungsprozesses hindeutet (vgl. Taf. VII, Fig. 2). Es hat danach den Anschein, daß die Anlage der neuen Bildungen bereits vor Auftreten des Kernspaltes erfolgt, d. h. zu einer Zeit, da an der Zentralkapsel überhaupt noch keinerlei deutlichere Anzeichen der bevorstehenden Teilung bemerkbar sind.

Die Bildung der neuen Parapylen nimmt offenbar den gleichen Verlauf wie im Falle der mitotischen Kernteilung, ich habe nichts gefunden, was für das Bestehen irgendwelcher Unterschiede in dem Gange der Entwicklung gesprochen hätte.

Abschließende Vorgänge des Teilungsprozesses.

Nachdem sich an der Zentralkapsel die im Vorstehenden geschilderten, teils inneren, teils äußeren Veränderungen vollzogen haben, erfolgt schließlich in der durch das Auftreten des Kernspaltes schon frühzeitig bezeichneten Ebene die Durchteilung der Kapsel. Ihre Zerlegung in zwei kleinere Tochterkapseln ist ein einfacher Halbierungsprozeß ohne Besonderheiten. Die Astropyle ist geteilt, die beiden neuen Parapylen sind angelegt und schon weit in der Entwicklung fortgeschritten, die derbe Membran der Zentralkapsel zeigt sich in Folge des Auftretens der ringförmigen Rille in der Ebene des Kernspaltes schon durchschnitten. So beschränkt sich der ganze Vorgang darauf, daß die Endoplasmaschicht zwischen den Kernen durchgeteilt wird, daß die Hälften auseinanderweichen und an der Trennungsfläche die fehlende Membran zur Ausbildung kommt. Der letztere Prozeß vollzieht sich, wie bemerkt, erst nachträglich. Ich habe nie irgendwelche Anhaltspunkte dafür gefunden, daß die Membran an der Trennungsfläche schon vor der Zerlegung der Zentralkapsel zur Anlage käme.

Hinsichtlich der Verteilung der extrakapsularen Körperbestandteile auf die Tochtertiere habe ich dem diesem Gegenstande bei Schilderung der Mitose (Seite 102 u. 103) gewidmeten Abschnitt nichts Neues hinzuzufügen. Die Teilung vollzieht sich in der gleichen Weise, wie es dort für die Stadien nach Ablauf der indirekten Kernteilung geschildert wurde[1]). Es werden also

[1]) Wenngleich nach erfolgter Trennung der Tochterkapseln nicht leicht mit Sicherheit zu entscheiden sein wird, welchem Teilungsmodus die jungen Zentralkapseln ihren Ursprung verdanken, so hätten, falls wirklich Unterschiede irgendwelcher Art beständen, solche zur Beobachtung kommen müssen. — Eine Verschiedenheit besteht jedoch bezüglich der Weiterentwicklung der Tochtertiere und, unter der Voraussetzung, daß eine Verfolgung ihrer Schicksale möglich wäre, vermöchte man aus letzterer Aufschluß über die voraufgegangenen Erscheinungen zu erhalten. In dem einen wie in dem anderen Falle können wir bei den Tochterkernen eine radiäre Fadenstruktur ausgebildet

für die Bildung der Tochterindividuen die extrakapsularen Körperbestandteile einfach halbiert und die auseinanderrückenden Tochterkapseln werden zu zwei gesonderten Zentren, um die sich jene herumgruppieren. Der fehlende Bestand an Radialstacheln und Tangentialnadeln wird, soweit dies nicht vorher schon geschehen ist, nach der Trennung der Individuen durch Neubildung wieder auf die ursprüngliche Höhe gebracht.

Mitotische und amitotische Teilungszustände bei den Tripyleen.

Der sog. »Aulacantha-« und der »Aulosphaera-Typus«.

Die bei der Mitose einerseits und der direkten Kernhalbierung auf der andern Seite sich abspielenden Vorgänge der Zweiteilung verlaufen bei *Aulacantha,* wie wir gesehen haben, in mehrfacher Beziehung unter einem recht verschiedenen Bilde. An der Hand der vorliegenden Beobachtungen wird es uns ein leichtes sein, im einzelnen Falle — wenigstens, so lange eine Trennung der Tochterkapseln noch nicht erfolgt ist — zu entscheiden, ob ein Entwicklungsstadium dem einen oder dem andern Fortpflanzungsmodus zugehört.

Wenn Karawaiew das Versehen begegnete (vgl. weiter oben, Seite 66), daß er Exemplare von *Aulacantha* mit zwei vollständig ausgebildeten und die spongiöse Struktur des Ruhezustandes aufweisenden Kernen in derselben Zentralkapsel für ein späteres Stadium der indirekten Kernteilung hielt, so erklärt sich dies daraus, daß Karawaiew ausschließlich von der Zweiteilung unter mitotischer Kernvermehrung wußte, und aus dieser Entwicklungsreihe außerdem nur ein paar zeitigere Stadien kannte.

Auch Haecker entging diesem Irrtum nicht, indem er Stadien der direkten und indirekten Teilung nicht als solche erkannte und daraufhin bezüglich der Art der Kapselteilung allgemein einen *Aulacantha-* und einen *Aulosphaera*-Typus unterschied. Der erstere soll dadurch ausgezeichnet sein, daß »die an der aboralen (parapylären) Seite beginnende Durchschnürung bereits ihren Anfang nimmt, wenn die Tochterkernplatten, d. h. die sich rekonstruierenden Tochterkerne das Maximum ihres Abstandes erreicht haben und, unter Zurückkrümmung ihrer Ränder, die für diese Phase charakteristische schüsselförmige Gestalt anzunehmen beginnen«. Bei dem zweiten Typus erfolgt nach Haecker die Kapselteilung erst, »nachdem die Kerne in das „Ruhestadium" eingetreten sind und sich, unter Freilassung einer plasmatischen Zwischenschicht, gegenseitig stark genähert und an ihrer Medianseite mehr oder weniger abgeplattet haben, also in dem schon von früheren Autoren (R. Hertwig, Haeckel) bei verschiedenen Formen beobachteten zweikernigen Stadium (vgl. R. Hertwig, **1879**, Taf. X, Fig. 2)«.

In Wirklichkeit liegen die Dinge wie folgt. Hat man ein Stadium vor sich, bei dem zwei oder vielleicht gar drei vollständig entwickelte Kerne in einer abgerundeten, keine Anzeichen

finden. Während im Zusammenhange mit der Mitose jedoch die weiteren Veränderungen rückläufig sind und zur Herausbildung des spongiösen Kernzustandes führen, nimmt im Anschluß an die direkte Teilung die Entwicklung einen umgekehrten, progressiven, Verlauf, indem sie den gleichen Weg wie bei den vorbereitenden Phasen der Mitose einschlägt.

allmählicher Durchschnürung zeigenden Zentralkapsel liegen, so kann man sicher sein, zumal, wenn die Kerne die für den Ruhezustand charakteristische Struktur oder wenigstens keine Höhlung im Innern besitzen, daß es sich in diesem Falle um voraufgegangene Amitose handelt, denn bei der Mitose erfolgt die Zerlegung der Mutterkapsel in die Tochterkapseln mittels einer zwischen den Tochterkernen in die Tiefe vordringenden Furche, außerdem weisen die Tochterkerne im letzteren Falle noch Einstülpungen bis zur erfolgten Durchschnürung der Zentralkapsel auf und runden sich erst nach Trennung der Tochterkapseln vollkommen ab (vgl. Textfigur 89, Seite 93). Hierzu kommt für die Amitose als weitere Besonderheit noch die frühzeitig auftretende Halbierung der Astropyle und die Ausbildung einer in die Teilungsebene fallenden ringförmigen Unterbrechung der Kapselmembran, ohne daß eine tiefergreifende Furchenbildung stattfände, Erscheinungen, für die die bestätigenden Befunde Schmidts (**1909**) bei *Castanidium* ebenfalls eine augenscheinlich allgemeinere Verbreitung erweisen[1]).

Abgesehen von den beiden letzteren, weniger in die Augen springenden Merkmalen der Teilung unter direkter Kernhalbierung ist für die frühen Stadien dieses Fortpflanzungsmodus das Vorhandensein eines schmalen glatten Kernspaltes und damit verbundene mehr oder minder halbkugelähnliche Form der jungen Tochterkerne ein untrügliches Charakteristikum.

Prüfen wir hinsichtlich dieser Merkmale den bei R. Hertwig abgebildeten Zustand der Zentralkapsel einer *Aulosphaera*, auf den Haecker seinen zweiten Teilungstypus begründet, so sehen wir hier zwei durch eine verhältnismäßig dünne Protoplasmaschicht getrennte länglich runde Kerne vor uns, die an der einander zugekehrten Seite, wie es scheint, eine leichte Abplattung zeigen; jegliche Einstülpung wird an ihnen vermißt, ihre innere Struktur deutet auf den Ruhezustand hin. Die Zentralkapsel selbst weist keinerlei Anzeichen der Durchschnürung auf, dabei ist jedoch die Astropyle geteilt.

Das sind nun, wie ich zeigte, gerade die wesentlichen Merkmale der unter Amitose vor sich gehenden Zweiteilung, die, durch die Untersuchungen an *Aulacantha* gewonnen, offenbar aber in weiterem Umfange Gültigkeit für die Tripyleen haben.

Fassen wir das Wesentliche dieser Ausführungen kurz zusammen, so ergibt sich, daß das, was Haecker *Aulacantha*-Typus nennt, im Grunde nichts weiter ist, als der Teilungsmodus, wie er uns bei der Mitose entgegentritt, während der *Aulosphaera*-Typus die Merkmale des im Zusammenhange mit der Amitose sich vollziehenden Halbierungsprozesses zeigt.

Irrtümlich ist die Auffassung Haeckers, daß bei der letzteren Teilungsart die Tochterkerne nachträglich in den Ruhezustand eintreten und unter Abplattung der einander zugewendeten Flächen sich gegenseitig nähern. Tatsächlich verlaufen die Erscheinungen in umgekehrter Reihenfolge.

---

[1]) Auch Schmidt (l. c., p. 267) beschreibt die Durchschnürung der Zentralkapsel im Anschluß an die Mitose für *Castanidium* in gleicher Weise wie ich es für *Aulacantha* angegeben hatte. Man sieht in seiner Figur A an beiden Zentralkapseln des zweikapseligen Exemplars die einschneidende Furche. Diese erreicht fast die Astropyle. Ob letztere selbst schon geteilt war, konnte Schmidt nicht unterscheiden. Die an den Außenseiten eingebuchteten Tochterkerne sind weit auseinander gerückt, haben sich aber noch nicht abgerundet.

Was die besondere Form der Spaltung betrifft, in der sich die direkte Kernteilung bei *Aulacantha* und den Tripyleen auch sonst vollzieht, so habe ich schon früher (**1909a**, p. 180 u. 181) auf die äußere Ähnlichkeit hingewiesen, die der Vorgang mit entsprechenden Prozessen bei anderen Protozoen aufweist und auch Fälle einfacher Spaltung des Kernes bei der Amitose der Vielzelligen aufgeführt. Ich will mich hier auf diesen Hinweis beschränken.

Während die Spaltung des Kernes wohl die eigentliche, typische Form darstellt, unter der die direkte Kernteilung bei den Tripyleen verläuft[1]), ist jedoch auch ein Beispiel bekannt geworden, in dem die amitotische Kernhalbierung sich in der Form einer allmählichen Durchschnürung vollzieht; auch die Zentralkapsel wird im Anschluß an die Teilung des Kernes in gleicher Weise in zwei Hälften zerlegt. Das ist der Fall bei *Phaeocolla pygmaea*, von der ein dicht vor der Durchteilung der Zentralkapsel stehendes Exemplar weiter oben (Textfigur 38, Seite 41) zur Darstellung gebracht wurde.

Mielck (**1912**, p. 157 u. 158) hat den Teilungsprozeß näher geschildert. Es fehlt nach seiner Angabe auch die ringförmige Unterbrechung der Kapselmembran und von einer Verdoppelung der Hauptöffnung wird gleichfalls nichts berichtet. Hierbei darf aber nicht übersehen werden, daß wir in *Phaeocolla pygmaea* die primitivste unter allen bislang beobachteten Tripyleenarten vor uns haben, bei der auch von mitotischen Kernteilungsvorgängen nichts bekannt geworden ist.

Lagebeziehungen der einzelnen Teilungsebenen bei auf einander folgenden Teilungsprozessen im Falle der verschiedenen Arten der Kernhalbierung.

Es soll hier im Anschluß an die Schilderung der bei *Aulacantha* beobachteten Kernteilungsarten, soweit sie mit einer Halbierung des Körpers in Beziehung stehen, noch über das Lageverhältnis der Teilungsebenen bei auf einander folgenden Teilungen berichtet werden.

Den wichtigsten Anhalt für die Untersuchung dieses Gegenstandes liefern uns die Nebenöffnungen.

Am einfachsten liegen die Dinge dort, wo es sich nicht um die »reguläre« Mitose oder Amitose handelt, also beispielsweise bei der unter Kernfurchung sich vollziehenden Zweiteilung. Hier steht die Teilungsebene stets senkrecht zur Ebene der Kapselöffnungen, der sogenannten Frontalebene, und geht mitten zwischen den Parapylen hindurch. Die beiden neuen Nebenöffnungen entstehen erst nach der Trennung der Tochterkapseln, und zwar auf der Trennungsfläche. In diesem Falle würde die zweite Teilungsebene — vorausgesetzt, daß sich an den Tochterkapseln der gleiche Prozeß wie bei der Mutterkapsel wiederholen würde — parallel zur ersten Teilungsebene orientiert sein.

[1]) Ich erinnere an die von mir selbst beobachteten Fälle (vgl. **1909a**, p. 213ff.) sowie an entsprechende Abbildungen bei Haecker (*Aulokleptes ramosus*, **1908**, Textfigur 213; *Challengeron armatum*, l. c., Taf. LI, Fig. 419; *Challengeria Naresi*, l. c., Textfigur 142), Rich. Hertwig (*Coelacantha anchorata*, **1879**, Taf. IX, Fig. 2; *Aulosphaera elegantissima*, l. c., Taf. X, Fig. 2).

Ganz entsprechende Verhältnisse wurden für die Zweiteilung festgestellt, die unter Bildung der Manschettenform des Kernes verläuft. Auch bei dieser Form der Fortpflanzung geht die Trennungsebene der Tochterkapseln mitten zwischen den Nebenöffnungen hindurch, steht mithin hier ebenfalls senkrecht zur Frontalebene. Bei Gelegenheit einer Wiederholung desselben Vorganges an den Tochterkapseln würde, ebenso wie in dem vorerwähnten Falle, die Lage der auf einander folgenden Teilungsebenen parallel ausfallen.

Wesentlich anders sind jedoch die Lagebeziehungen der Teilungsebenen zu einander, wie auch gleichzeitig zur Ebene der Kapselöffnungen, bei der unter mitotischer und amitotischer Kernvermehrung sich vollziehenden Zweiteilung. Wie wir gesehen haben, besteht bei diesen beiden Fortpflanzungsarten insofern ein Parallelismus der Erscheinungen, als die Ebene der drei primären Kapselöffnungen und die Teilungsebene der Zentralkapsel sich in beiden Fällen unter einem schiefen Winkel schneiden. Auch herrscht darin Übereinstimmung, daß die jungen Nebenöffnungen der Tochterkapseln, die hier wie dort schon vor der Trennung der Kapselhälften erscheinen, in einer dem oralen Pole der Zentralkapsel mehr genäherten Ebene angelegt werden und daß sie kreuzweise zu den primären Parapylen orientiert sind. So fällt denn die Teilungsebene der Mutterkapsel zwischen die beiden Parapylenpaare der Tochterkapseln, deren jedes aus einer primären und einer neugebildeten Nebenöffnung besteht. Bei der nächsten unter mitotischer oder amitotischer Kernverdoppelung erfolgenden Halbierung könnte die Teilungsebene keineswegs, wie in den vorher erwähnten Fällen, parallel zu der voraufgehenden gerichtet sein, denn sie muß jederseits zwischen der primären und der sekundären Parapyle hindurchgehen. Da sich außerdem an den Tochterkapseln bei abermaliger Halbierung wiederum Teilungs- und Frontalebene unter schiefem Winkel schneiden, so könnte man vielleicht zu dem Schluß kommen, daß eine rechtwinklige Kreuzung für die Ebenen der auf einander folgenden Teilungen resultiere. Aber diese Anschauung würde nicht den bestehenden Verhältnissen entsprechen, denn in Wirklichkeit liegen die Dinge komplizierter als hier vorausgesetzt wurde.

Bei den Darstellungen wurde nämlich ein wichtiger Faktor zunächst außer Acht gelassen, nämlich die Achsendrehung beider Tochterkapseln. Schon weiter oben (vgl. Seite 102) sprach ich davon, daß im Anschluß an die Trennung der beiden jungen Zentralkapseln, die ich mir dabei neben einander liegend vorstellte, eine Verschiebung der Astropylen gegen einander bemerkbar sei, in der Weise, »daß bei der einen die Hauptöffnung mehr nach vorn, bei der andern mehr nach hinten gerichtet erscheint.« Offenbar handelt es sich bei dieser Tatsache aber nicht nur um eine einfache Drehung der ganzen Zentralkapseln in entgegengesetztem Sinne, sondern um eine Verlagerung der Öffnungen selbst. Eine solche erscheint sogar als ein notwendiges Erfordernis. Wir brauchen uns nur zu vergegenwärtigen, daß die jungen Parapylen näher dem oralen Pole als die primären Nebenöffnungen zur Anlage kommen, um unter gleichzeitiger Berücksichtigung der kreuzweisen Anordnung der betreffenden Gebilde die erwähnte Verschiebung der Astropylen in entgegengesetzten Richtungen als Voraussetzung für die Wiederherstellung des charakteristischen Lageverhältnisses der Öffnungen zu einander zu erkennen. Mit der Abrundung der Tochterkapseln kommen dann die Parapylen, die zu-

nächst eine mehr seitliche Lage haben, zusammen mit der Hauptöffnung, auf einem größten Umfange zu liegen.

Die Frontalebenen der Tochterkapseln sind also nicht nur infolge der dichten Zusammenlagerung der beiden Astropylen im Winkel gegen einander geneigt (vgl. Seite 93, Textfigur 89), sondern es scheint im Zusammenhange mit der Verlagerung der Hauptachsen, wie sie mit der Verschiebung der Astropylen einhergeht, eine Komplikation der Verhältnisse einzutreten. Ziehen wir nun noch in Betracht, daß die Teilungsebene an den Tochterkapseln die Frontalebene wiederum schiefwinklig schneidet, so ergeben sich daraus derartig irreguläre Lagebeziehungen für die Ebenen der auf einander folgenden Teilungen, daß eine klare Vorstellung sich nur noch durch eine Wiedergabe im Modell erreichen läßt.

Über die Erscheinungen bei wiederholter Zweiteilung, über Koloniebildung und über normalerweise zweikapselige Arten.

Schon durch die ersten Tripyleenbeobachtungen Haeckels (**1862**) und R. Hertwigs (**1879**) wurden wir mit der Tatsache bekannt, daß bei diesen Formen der Skelettraum statt einer Zentralkapsel gelegentlich deren zwei enthalten kann. Später sind dann solche Stadien und auch Individuen mit mehr als zwei Zentralkapseln wiederholt angetroffen worden, so von Haeckel (**1887**), Karawaiew (**1895**) und mir. Bis zu acht Zentralkapseln hatte ich selbst mehrfach bei *Aulacantha* gesehen; die größte bisher festgestellte Zahl, nämlich sechszehn, fand jedoch V. Haecker (**1904**, p. 152) bei einer andern, und zwar zur Gattung *Aulospathis* gehörenden Aulacanthide.

Außerdem stellte sich durch die neueren Untersuchungen aber auch heraus, daß die Zahl der Zentralkapseln keineswegs immer eine gerade ist. Oft genug wurden Individuen mit drei oder fünf, überhaupt mit einer ungeraden Anzahl von Zentralkapseln beobachtet. Karawaiew sah solche Exemplare von *Aulacantha* und erwähnt auch gleichzeitig (l. c., p. 301) eine ältere von mir gemachte derartige Beobachtung.

Über die Art der Entstehung der Stadien mit mehreren Zentralkapseln brauchen wir heute nicht mehr im Zweifel zu sein. Wir wissen, daß nicht immer auf die Teilung der Zentralkapsel auch sogleich eine Halbierung der übrigen Körperbestandteile und eine Trennung der Tochterindividuen folgt, daß vielmehr bisweilen die Tochterkapseln oder selbst noch deren Teilungsprodukte in dem Skeletthohlraum des Muttertieres vereinigt bleiben und daß auf diese Weise Individuen mit einer mehr oder minder großen Zahl von Zentralkapseln zu stande kommen.

Im Allgemeinen kann man sagen, daß in denjenigen Fällen, wo eine ungerade Zahl von Zentralkapseln vorhanden ist, dieselbe auf ungleichzeitige Teilungsschritte zurückzuführen ist. So erwähnt schon Karawaiew (l. c.), daß er gelegentlich bei derselben *Aulacantha* die Kerne der vorhandenen Zentralkapseln in ganz verschiedenen Stadien der Entwicklung gesehen habe.

Andererseits gibt es aber auch Formen, bei denen die Teilungen bei der zweiten und den späteren Kapselgenerationen synchron vor sich gehen. In diesen Fällen muß die Zahl der Zentralkapseln stets gerade, und bei jeder folgenden Generation doppelt so groß wie bei der vorhergehenden sein.

Natürlich können auch durch nacheinander erfolgende einzelne Teilungen Zustände erzeugt werden, die hinsichtlich der Zahl der Zentralkapseln die für die synchrone Teilung charakteristischen Verhältnisse zeigen und man wird daher bei der Entscheidung der Frage, ob es sich um den einen oder den andern Vorgang handelt, auch den Entwicklungszustand der Zentralkapseln, beziehungsweise ihrer Kerne, in Betracht zu ziehen haben.

Es können dagegen, wie ich gezeigt habe, gelegentlich auch durch einen einzigen Teilungsvorgang aus der mütterlichen Zentralkapsel drei Tochterkapseln hervorgehen, womit ein Zustand geschaffen wird, wie er uns sonst nur bei ungleichzeitiger Teilung entgegentritt. Es ist dies jedoch, wie ich bemerken muß, ein relativ seltener Fall.

Endlich gibt es aber auch noch Übergänge zwischen den beiden Möglichkeiten, nämlich Fälle, in denen eine Verschiebung in dem Teilungsrhythmus der einzelnen Zentralkapselgenerationen stattgefunden hat. Vielleicht tritt dies sogar meistens ein, wenn die Zahl der Zentralkapseln über vier steigt. Man könnte dann von einem partiellen Synchronismus reden. Das Resultat derartiger Teilungsvorgänge ist, daß sich die Zahlengröße für die Zentralkapseln nicht in Potenzen von zwei bewegt, sondern, daß auch beispielsweise die Zahl sechs, die bei rein synchroner Teilung ausgeschlossen ist, vorkommt. So bildet V. Haecker (**1908**, p. 671, Fig. 213) ein Exemplar von *Aulokleptes ramosus* Immermann mit vier Zentralkapseln ab, von denen sich zwei im gleichen Stadium der Teilung befinden, die beiden anderen dagegen kein Anzeichen bevorstehender Halbierung zeigen. Hier wird mit der Durchtrennung der beiden ersteren Zentralkapseln der erwähnte Fall eintreten und es werden dann sechs Zentralkapseln vorhanden sein.

Was *Aulacantha* angeht, so besteht bei ihr, wie schon angedeutet wurde, kein bestimmter Rhythmus der Teilungen, diese gehen vielmehr ungleichmäßig vor sich. Infolgedessen trifft man bald Zustände mit gerader, bald solche mit ungerader Zahl der Zentralkapseln an. Für den letzteren Fall bietet das auf Tafel VII, Figur 1 abgebildete Exemplar ein Beispiel. Nach Durchführung der an der einen seiner beiden Zentralkapseln sich just abspielenden Teilung würden wir ein dreikapseliges Individuum vor uns haben, doch würde die Zerlegung der zweiten Zentralkapsel in zwei Tochterkapseln wieder eine gerade Zahl herstellen.

Es erhebt sich nun gleichzeitig die Frage, welchen Anteil die beiden hauptsächlichsten Teilungsarten an der Bildung mehrkapseliger Zustände haben, ob hier ein Unterschied besteht, dergestalt, daß vielleicht nur im Gefolge der Zweiteilung mit amitotischer Kernverdoppelung eine Häufung der Teilungsprodukte innerhalb des mütterlichen Skeletts erfolgt. Da gerade die angeführten beiden Beispiele von *Aulacantha* und *Aulokleptes* in dieser Richtung zu weisen scheinen, insofern, als hier direkte Kernteilung vorliegt, und wir in der amitotischen Kernvermehrung offenbar einen besonders rasch verlaufenden Teilungsmodus vor uns haben, so wäre der erwähnte Gedanke immerhin nahe liegend. In Bezug auf diesen Gegenstand habe ich nun

zu bemerken, daß keineswegs die direkte Kernteilung allein zur Entstehung von Individuen mit einer größeren Zahl von Zentralkapseln führt. Ich habe bei der Bildung solcher Zustände ebensowohl mitotische als amitotische Teilungsstadien beobachtet und ich hätte einen ganz entsprechenden Fall, wie ich ihn in der vorerwähnten Figur 1 dargestellt habe, auch mit einer in mitotischer Teilung des Kernes begriffenen Zentralkapsel abbilden können. Ich erinnere außerdem an die von mir bei *Aulacantha* festgestellte Tatsache, daß, wenn auch nicht immer, so doch offenbar meistens, auf die direkte Teilung des Kernes bei den Tochterkernen ein mitotischer Teilungsvorgang folgt. Aus allem ist klar ersichtlich, daß beide Arten der Kernteilung an dem Zustandekommen der betreffenden Erscheinung beteiligt sind.

Kehren wir zu der Frage nach dem Vorkommen gleichzeitiger und ungleichzeitiger Teilungsvorgänge bei den Tripyleen zurück, so ist nach den Erfahrungen an *Aulacantha* und den erwähnten Befunden bei *Aulokleptes ramosus* schon anzunehmen, daß in der Familie der Aulacanthiden in diesem Punkte kein einheitliches Verhalten besteht.

Ausgesprochen synchrone Teilungsprozesse sind vor allen Dingen bei Castanelliden festgestellt worden. So führt V. Haecker (**1908**, p. 150) einen Fall an, in welchem er bei einem Exemplar von *Castanidium variabile* Borgert zwei gesonderte Zentralkapseln antraf, die sich wiederum in Teilung, und zwar beide im Tochterplattenstadium, befanden[1]). Auch W. J. Schmidt (l. c.) konnte die Gleichzeitigkeit der Teilungen in mehreren anderen Fällen feststellen. Bei den betreffenden von ihm beobachteten Teilungszuständen waren in einem Falle die Kerne der beiden Tochterkapseln im Stadium der Äquatorialplatte, während bei einem zweiten Exemplar der Teilungsprozeß bereits weiter fortgeschritten war, so daß die Tochterkapseln schon in Durchschnürung, die getrennten Kernanlagen auf beiden Seiten in Rekonstruktion begriffen waren (Schmidts Textfigur A). Ein anderes Tier mit vier gesonderten Zentralkapseln ließ an dem gleichen Bau seiner Kerne ebenfalls den synchronen Verlauf der voraufgegangenen Teilungsschritte erkennen. Schmidt ist überhaupt der Ansicht (l. c., p. 275), »daß bei Castanelliden die Teilungen, seien es nun mitotische oder direkte, bei mehrkernigen Tieren stets synchron verlaufen.« Wenn es mir auch nicht wahrscheinlich erscheint, daß bei den Castanelliden Mitose und Amitose zu verschiedenen Resultaten führen, so ist doch darauf hinzuweisen, daß Haecker wie auch Schmidt von synchronen Teilungsphasen nur solche speziell beobachteten, bei denen die Kernvermehrung auf mitotischem Wege erfolgte, daß direkte Kernteilung dagegen, obwohl nicht selten nachgewiesen, in dem hier in Frage kommenden Zusammenhange nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte. Ebenso will ich noch erwähnen, daß mehr als vier Zentralkapseln nie innerhalb der Castanellidenschale angetroffen wurden.

Über die tiefer liegenden Ursachen, die zur Entstehung der Stadien mit einer größeren Zahl von Zentralkapseln führen, läßt sich heute noch kein Urteil abgeben, wir wissen nicht, welche biologische Bedeutung die in Rede stehende Erscheinung besitzt, wann es nach Halbierung der Zentralkapsel zur Durchteilung des ganzen Tieres oder doch seines Weichkörpers und

[1]) Die eine der beiden Zentralkapseln findet sich in Figur 85 auf Seite 89 nach der Haeckerschen Abbildung reproduziert.

Auswanderung der Sprößlinge aus der nicht teilungsfähigen Schale kommt, welche anderen Umstände dagegen eine Anhäufung der Teilungsprodukte im Innern des Muttertieres im Gefolge haben. Es möchte sein, daß günstige Lebensbedingungen insofern einen Einfluß ausüben, als die einzelnen Teilungen der Zentralkapseln alsdann besonders schnell auf einander folgen und so vielleicht die Halbierung des übrigen Weichkörpers zunächst unterbleibt, mit anderen Worten, daß es sich bei dem Erscheinen mehrkapseliger Individuen nur um das Einsetzen von Perioden besonders starker Vermehrung handelt.

Ich glaube auch die Beobachtung gemacht zu haben, daß während meiner Untersuchungen hinsichtlich der Fortpflanzungsverhältnisse gelegentlich Unterschiede bestanden. Allerdings besitze ich nur eine Notiz, die sich auf diese Dinge bezieht. Sie lautet: »25. April. Einige Aulacanthen mit vier kleinen Zentralkapseln gefunden, die sich offenbar ganz kürzlich durch Teilung aus zwei Mutterkapseln gebildet hatten. Vorher immer nur eine oder höchstens zwei Zentralkapseln angetroffen. Ebenso mehrere direkte Kernteilungen beobachtet. Stadien der indirekten Teilung in diesem Fange sehr selten, dagegen diejenigen der direkten vermehrt«. Es erscheint immerhin nicht ganz ausgeschlossen, daß dieser Umschwung die Folge irgend einer Veränderung in den Lebensbedingungen, den Temperatur- oder Ernährungsverhältnissen, war. Auch V. Haecker (**1904**, p. 152) nimmt, wie ich sehe, an, daß »bei den Aulacanthiden die Individuen mit acht oder sechszehn Zentralkapseln ... vorübergehende, periodisch wiederkehrende Entwicklungsstadien darstellen«. —

Seit Karawaiews Mitteilungen über *Aulacantha* ist für die Fortpflanzungszustände, bei denen sich mehrere Zentralkapseln im Innern des Skelettraumes befinden, die Bezeichnung »Kolonie« öfters angewandt worden. Auch V. Haecker bedient sich dieses Ausdrucks, der, wie mir scheint, jedoch nicht sonderlich glücklich gewählt ist. Zwar handelt es sich im vorliegenden Falle wie dort, wo wir sonst bei Protozoen von Koloniebildung sprechen, um mit einander verbunden bleibende Individuen, die von dem gleichen Mutterorganismus abstammen, aber die Anwendung der Bezeichnung Kolonie scheint mir doch nur bei einer bestimmteren Abgrenzung der Einzeltiere und einem gewissen Grad der Selbständigkeit der letzteren gerechtfertigt zu sein. Von alledem ist bei den mehrkapseligen Entwicklungsstadien der Tripyleen aber nicht die Rede. Wenn sich diese Zustände auch über das Niveau derjenigen Fälle erheben, wo eine Vermehrung der Kerne allein stattgefunden hat, wenn auch die Zentralkapsel im Vergleich zum Kern ein Gebilde höherer Ordnung darstellt, zu einer, wenn auch noch so untergeordneten Selbständigkeit bringen die Teilprodukte es nicht, so lange sie mit einander vereinigt sind. Es fehlen ihnen vor allen Dingen die gesonderten extrakapsularen Bestandteile, und da äußerlich das Muttertier im Wesentlichen erhalten bleibt, so bewahrt der Entwicklungszustand trotz der Vermehrung der Zentralkapseln doch den Habitus des Individuums. Unter diesen Umständen kann man bei *Aulacantha* und ähnlichen Formen denn auch nicht eigentlich von Koloniebildung reden wie bei anderen Radiolarienformen, den Sphärozoëen, bei denen die Individualität der in eine gemeinsame Gallerte eingebetteten Einzeltiere in ihrer Organisation erhalten bleibt und sich dort, wo geschlossene Skelettbildungen bestehen, auch auf diese erstreckt.

Es wäre somit meines Erachtens verfehlt, wie Haecker es beispielsweise (**1904**, p. 152) tut, *Aulospathis* und andere Aulacanthiden als »koloniebildende Tripyleen« zu bezeichnen und ich möchte daher vorschlagen, in den oben erwähnten Fällen den Ausdruck »Kolonie« durch die Bezeichnung »polycystiner Zustand« zu ersetzen.

Anders allerdings würden die Dinge bei gewissen Tuscaroriden liegen, falls sich V. Haeckers Angaben bestätigen. Hier soll es tatsächlich zur Bildung kolonialer Verbände aus mehreren vollständigen, mit eigenen Gehäusen versehenen Individuen kommen, die mit einander durch eine von dem Skelett des Einzeltieres abweichend gestaltete gemeinsame Gitterschale verbunden sind. Das Gitterskelett zeigt nach Haecker im Wesentlichen den Bau der Sagosphaeridenschale und ähnelt am meisten derjenigen der Gattung *Sagenoarium* Borgert. Es besteht aus Kieselstäben, die, dreieckige Maschen bildend, zu einer doppelwandigen Kugel zusammengefügt sind.

Die innere Schale dient zeltartigen Erhebungen zur Basis, die äußere entsteht dadurch, daß die Spitzen der Pyramiden mit einander verbunden sind. Die einzelnen Tuscaroren-Individuen werden auch in diesem Falle als durch Teilung entstandene Nachkommen eines gemeinsamen Muttertieres angesehen.

Ich kann nicht leugnen, daß ich dieser Deutung der Befunde durch Haecker noch immer skeptisch gegenüberstehe und sie nicht als einzig mögliche Erklärung anzusehen vermag.

So muß es nach den sonstigen Befunden an Radiolarien, wo wir selbst Fremdkörper in feste Verbindung mit dem eigenen Skelett des Radiolars treten sehen (*Aulokleptes;* Dictyochengehäuse bei *Spongodrymus*), überraschen, daß im vorliegenden Falle »fensterartige Öffnungen« in der Gitterschale ausgespart werden sollen, in denen die Tuscaroriden-Individuen lose sitzen, ohne daß eine Verwachsung der Teile stattfindet. Ebenso sollte man vielleicht eine feste Verbindung dort erwarten, wo die Einzeltiere mehr äußerlich der sagosphaeridenähnlichen Schale ansitzen und die beiderseitigen Kieselgebilde in mannigfache engste Berührung mit einander treten, sowie ferner in denjenigen Fällen, wo die einzelnen Tuscarorenstacheln die Gitterschale durchsetzen.

Auch ein anderer Punkt noch gibt zu denken: daß nämlich die Schalenmündung der Einzeltiere in beiden Fällen nur durch das enge Sieb der doppelten Gitterschale zugänglich ist und man dennoch im Innern der Tuscaroridengehäuse die Reste größerer Organismen oder deren Eier (Sagitten, Challengeridenschalen, Copepodeneier) findet.

Ich bin mir sehr wohl bewußt, daß diesen Argumenten keine zwingende Beweiskraft gegen die von Haecker angenommene Zusammengehörigkeit der in Rede stehenden Skelettgebilde innewohnt. Es sind nur Bedenken, die sich gegen eine meines Erachtens noch nicht genügend sicher gestellte Deutung richten[1]).

Trifft tatsächlich die Auffassung Haeckers zu, so würden wir es in den erwähnten Fällen allerdings mit richtiger Koloniebildung zu tun haben. Ich selbst habe mir leider an dem kleinen Tuscaroridenmaterial der Plankton-Expedition kein eigenes Urteil in dieser Beziehung bilden können.

[1]) Vergleiche auch A. Borgert, Die Tuscaroriden der Plankton-Expedition (**1905**, p. 101).

Noch ein zweiter Fall steht zur Diskussion. Es handelt sich um die sowohl von mir (**1906b**, p. 142 und 143) als auch von V. Haecker (**1908**, p. 312 und 313) gemachte Beobachtung, daß man bei *Nationaletta* gelegentlich vier Individuen mit nach der Mitte gekehrten Außenschalen und »innerhalb einer gemeinschaftlichen Weichkörpermasse« in einer Ebene zusammengelagert findet. Ich habe diesen Fund seinerzeit als einen vorübergehenden Zustand der Fortpflanzung gedeutet und ebenso spricht sich Haecker (l. c., p. 673) für diese Annahme aus, wobei er unentschieden läßt, ob das erhalten gebliebene mütterliche Skelett sich unter den vier Schalen befindet oder ob alle vier Schalen neu gebildet sind.

Bei *Planktonetta, Sagenoarium* und *Castanidium*, die Haecker auch in diesem Zusammenhange heranzieht, habe ich keine Beobachtungen gemacht, die auf eigentliche Koloniebildung hingedeutet hätten.

Ich komme nun noch auf jene Formen unter den Tripyleen zu sprechen, die normalerweise zweikapselig sind oder besser gesagt, die im voll entwickelten Zustande der Regel nach zwei Zentralkapseln besitzen. Haecker nennt diese Arten »dicystin«. Zuerst fiel mir diese Erscheinung bei der Bearbeitung der Tuscaroriden der Plankton-Expedition (**1905**) auf und ich wies dabei auf eine Bemerkung V. Haeckers (**1904**, p. 155) hin, die ähnliche Zustände bei den Tuscaroriden der »Valdivia« annehmen ließ. Die damals vorliegenden Funde, besonders auch die von Haecker gegebene Beschreibung eines Exemplars mit vier Zentralkapseln und einem scheinbar in Halbierung begriffenen Skelett, legten den Gedanken nahe, daß bei den Tuscaroriden eine Teilung des Körpers überhaupt erst stattfindet, nachdem ein Stadium mit vier Zentralkapseln erreicht ist. Im Hinblick auf die Kernverhältnisse, wie sie bei *Amoeba binucleata* Gruber und nach Elpatiewsky (**1907**) ähnlich auch bei *Arcella vulgaris* Ehrbg. bestehen, war diese Möglichkeit wohl ins Auge zu fassen. Haecker entscheidet sich denn auch mit großer Bestimmtheit für die Annahme, daß zunächst das Vierkapselstadium erreicht sein muß, ehe die Halbierung des Tieres erfolgt, die zwei zweikapselige Tochterindividuen liefert. Allerdings stehe ich betreffs der Teilungsfähigkeit der Tuscaroridenschale heute nicht mehr auf dem Standpunkt von 1905; es erscheint mir mehr als fraglich, ob ein einmal gebildetes Skelett bei Tripyleen überhaupt irgendwelche Formveränderungen erleiden kann, die einen Abbau von Skelettsubstanz erfordern.

Über das Zustandekommen der Dicystinie in der Entwicklung des einzelnen Tuscaroriden-Individuums äußert sich Haecker dahin, »daß das dicystine Stadium der Tuscaroren durch Teilung einer monocystinen Jugendform seine Entstehung nimmt«. Als merkwürdig ist allerdings die Tatsache zu vermerken, daß bei Tuscaroriden »niemals zweikernige Zentralkapseln gefunden« wurden[1]).

Aber nicht nur bei den Tuscaroriden, auch in anderen Tripyleenfamilien ließ sich das Vorkommen von normalerweise zweikapseligen oder dicystinen Spezies feststellen, so fanden sich

[1]) Diese von Haecker (**1908**, p. 673) gemachte Angabe stimmt mit meinen Befunden überein, ich erwähnte aber früher (**1905**, p. 99) schon, daß alle von mir untersuchten Tuscaroridenkerne so aussahen, als ob sie sich in Vorbereitung zur Teilung befänden. Eine Unklarheit besteht in Haeckers Angaben insofern, als er an einer andern Stelle (l. c., p. 202) von dem »zweikernigen Zustand« der Zentralkapsel mancher Arten spricht.

solche Arten unter den Aulacanthiden und ebenso sollen die Astracanthiden diese Eigentümlichkeit zeigen. Haecker (l. c., p. 673) gibt an, daß er bei den dicystinen Aulacanthiden »ausschließlich Zentralkapselteilungen vom *Aulosphaera*-Typus« beobachtet habe. Das will nach meinen früheren Ausführungen[1]) so viel besagen, daß hier, und zwar speziell bei *Aulokleptes ramosus* und *Aulographis pandora*, nur Fälle direkter Kernteilung von ihm beobachtet wurden.

Entweder erfolgt im Vierkapselstadium, d. h. nur dort, wo die Skelettbildungen dies zulassen, eine Halbierung des mütterlichen Individuums oder es bleiben mehr als zwei Generationen von Tochterkapseln vereinigt, so daß man eine größere Zahl von Zentralkapseln bei einander findet. Den ersteren Modus stellte Haecker bei *Auloceros* fest, die zweite Möglichkeit sehen wir bei einem von Haecker (**1908**, p. 671, Textfigur 213) abgebildeten Exemplar von *Aulokleptes ramosus* verwirklicht. Die höchste Kapselzahl, die Haecker bei dicystinen Formen antraf, betrug zehn.

Was die Kernteilungen bei den dicystinen Aulacanthiden betrifft, so gilt nach Haecker die Regel, daß innerhalb der gleichen Kapselgeneration bei mehrkapseligen Stadien Synchronismus nicht besteht. Daß diese Erscheinung aber wenigstens gelegentlich vorkommen kann, läßt das eben erwähnte von Haecker im Bilde wiedergegebene vierkapselige Exemplar von *Aulokleptes ramosus* vermuten, das zwei seiner Zentralkapseln mit amitotisch geteilten Kernen zeigt. Die Ungleichzeitigkeit der Kernteilung hat nach Haecker zur Folge, »daß bei den dicystinen Aulacanthiden sehr häufig die beiden Kerne nicht die nämlichen Strukturverhältnisse aufweisen«.

Schröder (**1913**, p. 120) fand auch einkapselige Exemplare bei als dicystin bezeichneten Aulacanthidenarten (*Aulographis pandora* und *stellata*) und sah bei *Aulokleptes ramosus* (l. c., Taf. XXVI, Fig. 7) eine bereits weit fortgeschrittene Teilung, durch die das zweikapselige Exemplar in zwei mit je einer Zentralkapsel ausgestattete Individuen zu zerfallen im Begriffe stand. Schröder bringt diese bei Dicystinen vorkommenden Teilungsprozesse mit einer Vorbereitung zur Gametenbildung in Beziehung, er nimmt an, »daß bei den dicystinen Arten vor der Schwärmerbildung eine Plasmadurchschnürung eintritt, so daß zwei Exemplare mit je einer Zentralkapsel entstehen«. Von *Aulokleptes ramosus* beobachtete Schröder drei Individuen in späteren Stadien der Gametenentwicklung. In allen drei Fällen war zu erkennen, daß vor dem Zerfall des Weichkörpers nur eine Zentralkapsel vorhanden gewesen war.

Außer bei Tuscaroriden und Aulacanthiden ist Dicystinie, wie schon erwähnt, weiter bei den Arten der von Haecker neu aufgestellten Familie der Astracanthiden zu beobachten. Gleichfalls sind hiermit im Zusammenhange gewisse skelettlose Tripyleenformen der Haeckelschen Familie der Phaeodiniden zu nennen. Mir sind derartige mit zwei Zentralkapseln ausgerüstete Tripyleenformen aus den quantitativen Fängen Pl. 19, 20 und 72 der Plankton-Expedition (Labradorstrom und Guineastrom) bekannt geworden, andere wurden von mir in der Straße von Gibraltar erbeutet. V. Haecker fand ähnliche Organismen an Station 170 der »Valdivia« im südlichen Indik.

Was die eigentliche Natur dieser zweikapseligen Phaeodiniden betrifft, so hält Haecker seine *Phaeocolla valdiviae* für das Jugendstadium einer dicystinen Aulacanthide. Ich selbst habe

[1]) Vgl. in dieser Arbeit das Kapitel über mitotische und amitotische Teilungszustände, Seite 143.

im systematischen Teil dieses Werkes (**1909b**, p. 286) im Hinblick auf die von mir beobachtete Form meine Ansicht dahin ausgesprochen, daß es augenscheinlich auch selbständige dicystine Phaeodiniden gibt. Die Gründe, die mich zu dieser Auffassung führten, habe ich damals (l. c.) dargelegt, die ganze Phaeodinidenfrage soll weiter unten noch einmal berührt werden.

Auf welchem Wege im Verlaufe der individuellen Entwicklung die Dicystinie zuerst zustande kommt, darüber wissen wir noch nichts Bestimmtes. Haecker vertritt hinsichtlich der dicystinen Aulacanthiden die Ansicht, »daß sie sich, wie die Aulacanthiden überhaupt, aus nackten, *Phaeocolla*-ähnlichen Jugendzuständen heraus entwickeln. Nun sind aber speziell bei *Phaeocolla valdiviae* sämtliche Größenabstufungen bereits mit zwei Zentralkapseln ausgestattet und so ist anzunehmen, daß bei den dicystinen Aulacanthiden der zweikapselige Zustand schon von sehr frühen, nackten Jugendstadien an datiert«.

Über die Phaeocollen wäre dann noch zu sagen, was übrigens für die Erscheinung der Dicystinie im Allgemeinen Gültigkeit haben dürfte, daß die jüngsten aus Gameten hervorgegangenen Entwicklungsstadien zunächst nur einen Kern, beziehungsweise eine Zentralkapsel, besitzen und daß das Vorhandensein zweier Kapseln die Folge einer offenbar schon sehr frühzeitig auftretenden Teilung ist[1]).

Feststehen dürfte nach den vorliegenden Befunden weiter, daß Körperteilung im Zweikapselstadium unter Umständen vorkommen kann, daß also nicht überall und nicht immer zuvor das Vierkapselstadium erreicht zu sein braucht.

Nach einer Notiz Haeckels (**1887**) zu urteilen, gibt es vielleicht sogar nicht nur normalerweise zwei-, sondern auch vierkapselige Tripyleenarten. Die vom »CHALLENGER« heimgebrachten, als Catinuliden bezeichneten Formen besaßen nämlich Haeckels Bericht zufolge (l. c., p. 1548 und 1550, Taf. 117, Fig. 8), soweit sie vollständig erhalten waren, sämtlich vier gleiche Zentralkapseln. Da aber weder in der Ausbeute der Plankton-Expedition, noch auch augenscheinlich im Material der »VALDIVIA« derartige Organismen vorgefunden wurden, so lassen sich in dieser Frage zur Zeit keine bestimmteren Angaben machen.

Fortpflanzung durch Gametenbildung bei Aulacantha.

(Hierzu Tafel VIII, Fig. 1—12; Tafel IX, Fig. 1—8; Tafel X, Fig. 9—11.)

Über die Bildung von Gameten bei den Tripyleen und die bei dieser Fortpflanzungsart sich abspielenden Vorgänge war vor meinen an *Aulacantha* angestellten Untersuchungen ebenfalls noch nichts bekannt. Die ersten Angaben über diesen Gegenstand brachten meine beiden vorläufigen Mitteilungen (**1896a** und **1896b**), in denen ich — allerdings nur in den äußersten Umrißlinien — den Verlauf des Prozesses skizzierte. Später hat dann auch Immermann

[1]) Bei zweikapseligen Phaeocollen wurden von mir deutliche Hinweise auf den erst kürzlich erfolgten Teilungsprozeß beobachtet. Auch ein einkapseliges Exemplar, dessen Kern sich in einer, wie es schien, fortgeschrittenen Phase mitotischer Teilung befand, kam mir zu Gesicht (vgl. **1909b**, p. 286).

(**1904**) einen der damals von mir erwähnten Entwicklungszustände, und zwar gleichfalls bei *Aulacantha scolymantha,* beobachtet. Immermann selbst war bei diesem einzelnen Funde allerdings noch im Unklaren, ob das Stadium tatsächlich dem in Rede stehenden Entwicklungsvorgange angehöre, wie er auch in der Deutung des Skelettzustandes bei dem betreffenden Exemplar nicht sonderlich glücklich war[1]). Immerhin lassen die von Immermann gegebene Abbildung (l. c., Tafel I, Figur 2) und seine Beschreibung hinsichtlich der Zugehörigkeit des Zustandes zur Gametenbildung keinen Zweifel bestehen.

V. Haecker hat in dem ihm vorliegenden Tripyleenmaterial keine Stadien der Schwärmerbildung gefunden. Nach meinen eigenen Erfahrungen sind sie auch recht selten, namentlich die charakteristischsten späteren Entwicklungszustände. Um so freudiger sind die Funde zu begrüßen, über die uns W. J. Schmidt (**1909**) und Olaw Schröder (**1913**) berichten konnten. Dem ersteren standen die Castanelliden der Plankton-Expedition zur Verfügung, während Schröder über die Tripyleenausbeute der Deutschen Südpolar-Expedition verfügte. Ich werde später noch über diese als Ergänzung willkommenen Funde zu berichten haben.

Die intrakapsularen Vorgänge bis zum Zerfall der Zentralkapsel.

Die ersten im Innern der Zentralkapsel bei der Gametenbildung sich abspielenden Veränderungen entziehen sich leicht der Beobachtung, wenn man sich auf die Untersuchung ganzer Tiere beschränkt; man muß mit den Verhältnissen schon näher vertraut sein, um die geringen Unterschiede im Aussehen der Individuen richtig zu deuten. Erst wenn der primäre Kern durch Abgabe von Chromatin eine merkliche Verringerung seiner Größe erfahren hat, fallen die zur Bildung von Gameten sich anschickenden Tiere unter der Menge auf.

Zur genaueren Untersuchung bedarf es aber auch hier der Anwendung der Schnittmethode, die uns erst einen Einblick in die Einzelheiten der am Kern und im Endoplasma sich vollziehenden Vorgänge ermöglicht.

Der wichtigste Prozeß im Verlaufe der Entwicklung der Gameten ist die Auflösung oder Disintegration des Aulacanthenkernes, die schließlich zu einem vollständigen Schwund des primären Nucleus führt. Statt seiner finden wir alsdann eine Unmenge kleinerer Kerngebilde durch das Endoplasma zerstreut.

Betrachten wir einen Schnitt durch eine Zentralkapsel im Beginne dieses Vorganges (vgl. Taf. VIII, Fig. 1), so sehen wir den primären Kern in seinem allgemeinen Aussehen noch nicht wesentlich verändert: wir bemerken im Innern desselben dickere Chromatinzüge, die vielfach eine radiäre Lagerung zeigen und zwischen ihnen kleinere Brocken. Höchstens fällt

[1]) Immermann referiert bei der Gelegenheit (l. c., p. 13) auch über meine früheren Befunde, bringt dabei jedoch, wie ich bemerken muß, meine Schilderung der vorbereitenden Phasen in einen von mir nicht beabsichtigten Zusammenhang mit anderen gleichzeitig von mir gemachten Angaben über das Auftreten eigentümlicher, mit Fettkügelchen erfüllter Blasen im Innern der Zentralkapsel von *Aulacantha.* Ich habe in meiner damaligen, nur die Hauptpunkte der Beobachtungen berührenden Darstellung die Entstehung dieser Zustände auf degenerative Prozesse zurückgeführt und keineswegs einen Zusammenhang derselben mit den Vorgängen bei der Gametenbildung angenommen. Ich werde auf diese eigenartigen Funde in einem besondern Kapitel am Schlusse meiner Arbeit zurückkommen.

eine noch gleichmäßigere Verteilung der chromatischen Substanz auf, so daß die vorhandenen Lücken nicht so groß erscheinen, wie dies sonst oft der Fall ist. Untersucht man den Kern genauer, so erkennt man, daß diese Erscheinung mit einer stärkeren Zerklüftung der Chromatinmassen und einer Zunahme der Menge der von den Hauptsträngen losgelösten Teile im Zusammenhange steht[1]). Im Übrigen läßt sich noch feststellen, daß die bereits früher (Seite 71 und 72) beschriebenen Paranucleinkügelchen auch jetzt keineswegs fehlen, sie liegen, zu Häufchen von verschiedener Gestalt vereinigt, zwischen den Chromatinteilen zerstreut. Als Anzeichen des beginnenden Zerfalls des primären Kernes ist dagegen noch das Schwinden der Kernmembran hervorzuheben. Die Membran scheint jedoch nicht gleichzeitig in ihrer ganzen Ausdehnung aufgelöst zu werden, denn, während sie streckenweise fehlte, meine ich sie an anderen Stellen noch als feines Häutchen erkannt zu haben.

In die Zeit, da der Kern das geschilderte Aussehen annimmt, fällt auch das Auftreten der ersten Chromatinkörperchen im Endoplasma. Teile des primären Kernes lösen sich ab und wandern in das umgebende Plasma hinüber, wo sie sich nach allen Seiten hin zerstreuen (vgl. Taf. VIII, Fig. 1). Wenn auch im weiteren Verlaufe der Entwicklung gelegentlich eine viel feinere Verteilung des Chromatins zu beobachten war, so dürfte es doch feststehen, daß die zu Anfang im Endoplasma erscheinenden Chromatingebilde nicht erst aus einer nachträglichen Verschmelzung kleinerer Granula hervorgehen, sondern, daß sie auf direktem Wege durch Fragmentation des primären Kernes ihren Ursprung nehmen. Darauf deutet auch der Umstand hin, daß im Kerne selbst gleichzeitig zahlreiche abgetrennte Chromatinportionen von ähnlicher Größe sichtbar waren.

Die losgelösten Teile des primären Kernes, die die Gestalt hufeisenartig gebogener Schleifen annehmen, und deren vollkommen chromosomenähnliches Aussehen uns zu der Annahme führen muß, daß die Auflösung des Kernes einen Zerfall desselben in die einzelnen Segmente bedeutet, umgeben sich im Endoplasma mit einer durch eine feine Membran begrenzten Alveole. Die größten Alveolen hatten einen Durchmesser von 8 μ. An den Chromatinschleifen selbst ließ sich eine Längsspaltung feststellen. Außer der Chromatinschleife war im Innern jedes derartigen Bläschens noch eine kleine Menge einer faserigen protoplasmatischen Substanz zu bemerken, die, beim lebenden Tiere wohl gleichmäßiger verteilt, sich in dem geschnittenen Objekt offenbar in Folge der Einwirkung der Reagentien meist zu einer dichteren Masse in der Umgebung der Chromatinschleife kontrahiert zeigte. Ich habe in Figur 9 auf Tafel VIII eine kleinere Endoplasmapartie mit mehreren solcher Bläschen, an denen man die erwähnten Einzelheiten erkennt, bei stärkerer Vergrößerung zur Darstellung gebracht. Auf die Ähnlichkeit dieser Gebilde mit den »Chromosomenbläschen«, die V. Haecker (**1907b**) in gewissen Fortpflanzungsstadien bei *Oroscena* beobachtete, sei an dieser Stelle nur kurz hingewiesen.

[1]) Das dunklere Aussehen des primären Kernes in den Präparaten, das auch in den Figuren 1 und 2 der Tafel VIII in die Erscheinung tritt, ist in der Hauptsache darauf zurückzuführen, daß im Interesse einer ausreichenden Färbung der im Endoplasma sich findenden kleineren Chromatinpartikelchen bei der Differenzierung der Eisenhaematoxylinfärbung im Eisenoxydammoniak nicht so weit wie sonst gegangen werden durfte. Es mag aber außerdem auch noch eine größere Dichtigkeit der chromatischen Substanz bestehen, die eine energischere Bindung des Farbstoffes in diesem Stadium bewirkt.

In anderen Fällen hatten die Bläschen, abgesehen davon, daß sie auch kleiner waren, ein abweichendes Aussehen, das in Figur 10, Tafel VIII wiedergegeben ist. Statt des bandartig abgeflachten Chromatinstückes erblickt man hier in ihrem Innern ein mehr oder minder rundliches Körperchen, in dessen Umgebung sich eine schwächer färbbare fädige Substanz ausgebreitet findet. Häufig sieht man Bläschen mit zwei durch Teilung entstandenen und bald noch dicht zusammenliegenden, bald bereits weiter auseinander gerückten kleineren Chromatineinschlüssen, oder das ganze Bläschen war schon in zwei gesonderte Teile zerfallen, die durch ihre Lage oft genug noch deutlich ihre ursprüngliche Zusammengehörigkeit erkennen ließen.

Ich nehme an, daß das eben geschilderte Kernstadium, das in seinem Bau an die Verhältnisse erinnert, wie Prowazek (**1905b**, p. 398) sie bei *Plasmodiophora* antraf, aus dem ersterwähnten hervorgeht und der im Folgenden zunächst beschriebene Zustand sich weiterhin anschließt; allerdings habe ich nie durch direkte Beobachtung diesen Zusammenhang feststellen können.

Bei noch anderen Stadien fand ich nämlich kleine bläschenförmige Kerngebilde von 3,5 bis 4 μ Durchmesser mit einem geknäuelten Chromatinfaden im Innern und einem oder zwei zentrosomenartigen Körperchen. Ein derartiger Kernzustand ist in Figur 11 auf Tafel VIII bei stärkerer Vergrößerung zur Darstellung gebracht.

Wenngleich ich diese Phase nur bei späteren Entwicklungsstadien beobachtete, wo die Auflösung des primären Kernes bereits weiter fortgeschritten war, so wird der gleiche Zustand, der uns die Kleinkerne in Vorbereitung zur Mitose zeigt, zweifellos ebenfalls schon auf früheren Stufen zur Ausbildung kommen. Nicht selten sah ich nämlich — und dies auch bereits bald nach Beginn der Disintegrationsvorgänge — die Kleinkerne, deren Membran sich aufgelöst hatte, in mitotischer Teilung begriffen. Der Prozeß hatte gewöhnlich bei allen Kernen etwa gleichzeitig eingesetzt, denn sie waren sämtlich annähernd auf demselben Punkte der Entwicklung. Nur in einem Falle, in dem der primäre Kern schon verschwunden war, fand ich einerseits Kerne im Knäuelzustand und außer ihnen solche in vorgeschritteneren Stadien der Teilung vor. Erstere überwogen in der oralen Hälfte der Zentralkapsel, letztere dominierten dagegen in dem aboralen Teile derselben.

Bezüglich der Teilung selbst ist zu bemerken, daß sie sich unter Bildung einer relativ kleinen Menge fadenförmiger Chromosomen vollzieht (vgl. Fig. 12, Taf. VIII). Ihre Zahl mochte zehn, höchstens aber zwölf, betragen. Mir sind von Teilungszuständen fast nur solche der späteren Metaphasen und Anaphasen zu Gesicht gekommen. Ob es im Verlaufe der Vorgänge zur Entstehung einer Äquatorialplatte kommt, oder ob die Halbierung einfach in der Weise vor sich geht, daß, ähnlich wie es nach Vahlkampf (**1905**) bei *Amoeba limax* der Fall sein soll, die Fäden quer zur Längsrichtung im Äquator durchgeteilt werden, kann ich daher nicht mit Sicherheit sagen. Ganz vereinzelt fand ich zwar Zustände, die das Aussehen eines Äquatorialplattenstadiums hatten (vgl. Fig. 12, untere Hälfte links am Rande), doch möchte ich auf diese ganz wenigen Funde, die vielleicht auch eine andere Deutung zulassen könnten, kein allzu großes Gewicht legen. Eine Längsspaltung der Chromosomen wurde in keinem einzigen Falle beobachtet.

Als Besonderheit fällt an den Teilungsfiguren das Vorhandensein eines die jungen Kernanlagen mit einander verbindenden Zwischenstückes auf, das, gelegentlich viel dicker als die Chromosomen, sich in solchen Fällen aber nicht so dunkel wie diese färbte, jedoch auch offenbar zum Teil aus chromatischer Substanz besteht. Es zeigte sich stets einseitig gelagert und folgte in seiner gebogenen Gestalt der Oberflächenkrümmung der etwa tönnchenförmigen Spindel. Auch bei vorgeschritteneren Stadien, bei denen sich die Kernhälften bereits weit von einander entfernt hatten, war dies Verbindungsstück oftmals in Gestalt eines langen, geschlängelten Fadens noch erhalten. Außerdem konnte man gelegentlich feine, sich zwischen den auseinander weichenden Chromosomenenden ausspannende achromatische Fasern erkennen.

Weiter ist endlich noch zu erwähnen, daß an den Spindelpolen, oder in der Nähe derselben, minimale zentrosomenartige Gebilde, wie sie ebenfalls bei den voraufgehenden Kernstadien einzeln oder in der Zweizahl bereits anzutreffen waren, beobachtet wurden[1]). Hin und wieder lagen sie auch mehr oder minder dicht bei einander in dem bügelförmigen, von Pol zu Pol sich erstreckenden Verbindungsstück[2]), oder man fand außer den zweien noch ein einzelnes solches Körperchen zwischen den auseinander rückenden Kernhälften vor.

Was das Aussehen der Polkörperchen, in deren Umgebung Strahlungen übrigens nie bemerkt wurden, und ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber betrifft, so ist es auffallend, daß sie nicht nur in den mit Eisenhaematoxylin tingierten Präparaten schwarz erscheinen, sondern auch da, wo Karminfarben zur Anwendung kamen. Es machte mir wiederholt den Eindruck, als ob es sich um protoplasmatische Gebilde handle, die in ihrem Innern eine Konkretion umschließen.

Die Bildung, resp. Vermehrung der Kleinkerne vollzieht sich aber auch noch auf einem andern Wege, als bereits geschildert wurde. Gar nicht selten findet sich das ganze Endoplasma von Unmengen kleiner und kleinster, oft staubartig fein verteilter Chromatinpartikelchen durchsetzt (vgl. Taf. VIII, Fig. 5). Sie sind durch direkten Zerfall der aus dem primären Kern in das Endoplasma übergetretenen Chromatinteile entstanden. Meist fand ich die Chromatinkörnchen von einem helleren Hof umgeben, der aber wohl nur der Wirkung der Reagentien seine Entstehung verdankt. Eine Membran, wie bei den oben beschriebenen bläschenförmigen Kernen, war nicht nachzuweisen.

Späterhin verschmelzen die Teilprodukte wieder, so daß von neuem größere Kerngebilde entstehen, wie sie regelmäßig auf den dem Zerfall der Zentralkapsel unmittelbar voraufgehenden Stadien angetroffen werden (vgl. Taf. VIII, Fig. 6).

Ich kehre nunmehr wieder zur Schilderung der an dem primären Kern sich abspielenden Erscheinungen zurück.

Mit dem Chromatinverlust, den der primäre Kern erleidet, nimmt auch seine Größe mehr und mehr ab. Meist fand ich in den vorgeschritteneren Stadien zwischen dem Kern

[1]) Die mit Eisenhaematoxylin behandelten Schnitte lieferten für die Erkennung der Polkörperchen nicht gerade die günstigsten Präparate, da der Mangel eines Unterschiedes in der Färbung dieser Gebilde und der Chromosomen ihren Nachweis oftmals ganz unmöglich machte.

[2]) Diese Bildung erinnert damit etwas an die Gleitbahn der Zentrosomen bei *Plasmodiophora* (vgl. Prowazek **1905b**, p. 400).

und dem umgebenden Endoplasma einen Zwischenraum, der auch an einzelnen der Schnittbilder zu sehen ist; der Kern erschien dann in eine mehr oder minder große Alveole eingelagert, die wohl bei dem lebenden Tiere nicht vorhanden sein wird. Es ist dies aber ein gutes Erkennungszeichen hierher gehörender Entwicklungszustände, das bei der Sichtung konservierten Materials ihre Auffindung unter der Menge der anderen Stadien sehr erleichtert.

In Figur 2 der Tafel VIII ist ein Schnitt durch eine Zentralkapsel dargestellt, deren Kern durch Abgabe von Chromatin an das Endoplasma schon ganz bedeutend in seiner Größe zurückgegangen ist. Die chromatische Substanz bildet nur noch eine relativ kleine, stark zerklüftete und auf diesem Stadium oft schon fast krümelig erscheinende Masse. Von ihr umschlossen sehen wir einen größeren, bisweilen sogar recht umfangreichen, nukleolusartigen kugeligen Körper, der regelmäßig in dieser Phase der Entwicklung, d. h. immer erst einige Zeit nach Beginn der Auflösung des Primärkernes, auftritt. Er möge hier zunächst mit dem indifferenten Ausdruck »Binnenkörper« bezeichnet sein.

Dieser Körper wird durch Eisenhaematoxylin weniger intensiv als das umgebende Chromatin gefärbt. An seiner Oberfläche pflegt er ziemlich scharf begrenzt zu sein; gelegentlich ist auch die äußerste Schicht etwas dunkler tingiert, doch fand ich niemals eine besondere Membran an seiner Oberfläche differenziert. Er weist stets eine Anzahl größerer und kleinerer Alveolen auf, die manchmal so reichlich entwickelt sind, daß seine Masse durch sie ein vollkommen schwammiges Aussehen erhält. Je nach der Größe der Hohlräume erscheint seine Struktur alsdann bald gröber, bald feiner spongiös. In anderen Fällen, wenn die größeren Räume an Zahl zurücktreten, finden wir eine im Wesentlichen feinwabige Struktur ausgebildet. Die letztere Möglichkeit wird durch Figur 7 der Tafel VIII illustriert, die bei stärkerer Vergrößerung einen Teil eines Querschnittes aus dem in Figur 3, Tafel VIII sichtbaren Binnenkörper wiedergibt. Der scharf konturierte Rand im unteren Teil des Bildes bezeichnet seine äußere Begrenzung; in das feinere Wabenwerk sind einzelne größere Alveolen eingelagert, die im Innern ein teils körniges, teils faseriges Gerinnsel umschließen.

Was den Ursprung und die Bedeutung des in Rede stehenden Gebildes betrifft, so könnte man unter Berücksichtigung der weiteren Vorgänge wohl vermuten, daß es sich hier um eine vorübergehende Abspaltung gewisser Kernsubstanzen handelt. Da nämlich mit dem Beginne der Disintegrationsvorgänge die Paranucleinkügelchen zwischen den Chromatinteilen verschwinden, so liegt es nahe, anzunehmen, daß ihre Masse sich in dem kugeligen Binnenkörper konzentriere, um so mehr, als auch das färberische Verhalten des letzteren zu Gunsten dieser Ansicht angeführt werden könnte. Wir hätten unter solchen Umständen in dem erwähnten Körper substanziell einen Nukleolus vor uns. Allein, sein sonstiges Verhalten, auch schon sein Auftreten zu einer Zeit, da der Kern in Auflösung gerät, spricht nicht für diese Annahme.

Werfen wir einen Blick auf die weiteren Schicksale des Binnenkörpers, so sehen wir, daß er sich nur bildet, um kurze Zeit nach seinem Entstehen auch schon wieder zu zerfallen. Der Auflösungsprozeß beginnt nach einem meiner Präparate in den Außenschichten und dringt von dort nach innen vor. Die peripheren Partien nehmen ein bröckeliges Aussehen an, die Umgrenzung wird dadurch zerrissen und unbestimmt und bald löst sich die Masse in den noch

vorhandenen Teilen des Kernes völlig auf. Gelegentlich geht aber der Prozeß im Innern schneller vor sich als außen. Figur 8 auf Tafel VIII zeigt einen solchen bereits weit im Zerfall vorgeschrittenen Binnenkörper. Man erkennt aber noch an den unregelmäßig gestalteten Trümmern der äußeren Schichten gut die Lage und die ungefähre Größe der Bildung.

In dieser Periode, bald ein wenig früher, bald etwas später, verliert der primäre Kern die letzten Reste seines Chromatinbestandes. Nicht selten beobachtet man schon zu einer Zeit, da der Binnenkörper noch völlig intakt ist (vgl. Figur 3, Tafel VIII), in der Umgebung des letzteren nur noch verhältnismäßig geringe Überbleibsel, die aus einer körnig-faserigen, schwächer als der Binnenkörper sich färbenden Substanz bestehen. In anderen Fällen findet man jedoch auch nach Auflösung des Binnenkörpers noch in dem unregelmäßig geformten Kernrest einzelne dunkler färbbare Partikelchen (Fig. 4, Taf. VIII), oder auch die ganze Masse tingiert sich etwas kräftiger. Diese Erscheinung mag aber vielleicht gerade mit dem Zerfall des Binnenkörpers, der auch wohl nicht ganz frei von chromatischen Bestandteilen ist, im Zusammenhange stehen, wie außerdem Unterschiede in der Konzentration der Substanz dabei in Frage kommen mögen.

Kurze Zeit darauf hat nun der primäre Kern überhaupt aufgehört, als besondere Bildung zu existieren, und höchstens deutet noch ein verändertes Aussehen der zentralen Protoplasmapartien, die vor allem zunächst der groben Alveolisierung entbehren, die Stelle an, wo er zu Grunde gegangen ist (vgl. Taf. VIII, Fig. 5). Aber auch diese letzten Spuren seines einstigen Bestehens verwischen sich bald, so daß dann nichts mehr auf den früheren Zustand hinweist.

Es fragt sich nun, ob die Entstehung und der Zerfall des Binnenkörpers vielleicht noch eine andere Deutung als die oben gegebene zulassen. Am meisten erinnern wohl die geschilderten Vorgänge an gewisse Erscheinungen, wie Schaudinn (**1900**) sie bei der Gametenbildung von *Coccidium schubergi* Schaud. beobachtet hat. Hier geht sowohl bei der Entwicklung der Mikrogameten, wie auch der Makrogameten ein Teil des Kernes, das Caryosom, das als kugeliges, alveolisiertes Gebilde erscheint und in seinem Aussehen eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Binnenkörper von *Aulacantha* zeigt, zu Grunde; in dem ersteren Falle löst es sich, nachdem das Chromatin aus dem Kern ausgetreten ist, mit den zurückbleibenden, nicht zum Aufbau der Gameten verwendeten Protoplasmaresten auf, im andern Falle wird es gänzlich ausgestoßen. Beide Male handelt es sich um eine Reduktion der Kernsubstanzen.

Wenn nun auch das Caryosom der Coccidien in sonstiger Hinsicht, vor allem schon durch die Rolle, die es während der Kernteilung bei der Schizogonie spielt, als eine besonders geartete Bildung erscheint, so ist es doch nicht ausgeschlossen, daß uns sein Verhalten im Falle der Gametenentwicklung die Richtung weist, in der wir auch die Bedeutung des Binnenkörpers von *Aulacantha* zu suchen haben. Bei *Coccidium* sehen wir zwar deutlich, wie ein Teil der Kernsubstanzen mit dem Caryosom gänzlich beseitigt wird, während sich bei *Aulacantha* die Zerfallsprodukte des Binnenkörpers vor Bildung der Gametenkerne restlos im Endoplasma verteilen. Es erscheint jedoch nicht ausgeschlossen, daß das Material des Binnenkörpers bei dem später erfolgenden Zerfall der Zentralkapsel mit Teilen des Endoplasmas eliminiert wird und auf diese Weise ein ähnlicher Effekt wie bei den erwähnten Vorgängen im Coccidienkörper erzielt wird.

Sehr nahe liegt es auch, auf gewisse Vorgänge hinzuweisen, wie sie sich bei der Gametenbildung von *Thalassicolla* abspielen (vgl. Brandt **1905**, Huth **1913**). Bei den hier gebildeten Restkörpern handelt es sich, wie mir scheint, um eine Art von »Epuration« (vgl. Siedlecki **1899**), um eine Entfernung gewisser im Dienste der vegetativen Funktionen der Zelle stehender Kernbestandteile, die nach Austritt der generativen Kernsubstanzen zurückblieben.

Der Untergang des großen primären Kernes bei *Aulacantha* bedeutet, wie wir gesehen haben, die Entstehung einer reichen Schar von sekundären Kernen, über deren Vermehrung durch Teilung ich weiter oben berichtete.

Je nach der Entwicklungsphase, in der sich die Kerne befinden, bietet nun ein Schnitt durch die Zentralkapsel ein wechselndes Bild. So sehen wir in Figur 5 auf Tafel VIII, die auch noch die erwähnte Verschiedenheit in dem Aussehen des Protoplasmas der zentralen und der umgebenden Partien erkennen läßt, eine Unmenge kleiner einfacher Chromatinkörperchen in dem Endoplasma zerstreut. Einen weiter vorgeschrittenen Zustand bringt Fig. 6 der gleichen Tafel zur Anschauung. Hier zeigt der zentrale Teil keinerlei abweichende Struktur mehr und außerdem trifft man jetzt überall, zwar weniger zahlreiche, dafür aber größere und höher differenzierte Kerngebilde durch die Protoplasmamasse verteilt, die ihrerseits bis auf die gelegentlich auffallend schwache, in anderen Fällen aber besonders reichliche Alveolisierung den gewohnten Anblick gewährt.

Ich fand in dem letzterwähnten Stadium, das dem nun folgenden Zerfall der Zentralkapsel unmittelbar voraufgeht, die Kleinkerne fast immer auf der gleichen Entwicklungsstufe, d. h. in der Phase des Fadenknäuels (vgl. Taf. VIII, Fig. 11). Nur einmal beobachtete ich zu diesem Zeitpunkt noch Teilungsvorgänge. Es war dies der schon erwähnte Fall: die Kerne befanden sich in ungewohnt verschiedenen Zuständen, indem ein Teil das Knäuelstadium noch nicht überschritten hatte, während die am weitesten fortgeschrittenen bereits in den Anaphasen waren. Die Teilungsfiguren waren in diesem Stadium kleiner als bei früheren Zuständen, wo der primäre Kern noch teilweise erhalten war. Auch bei einer Caementellide sah ich in den letzten Augenblicken des Bestehens der Zentralkapsel sich noch Teilungsprozesse an den Kleinkernen abspielen. Der Fund wird weiter unten noch besondere Erwähnung finden.

Ehe ich auf die weiteren Entwicklungszustände eingehe, muß ich noch ganz kurz über das **Verhalten der Öffnungen der Kapselmembran** berichten.

Alle die geschilderten Veränderungen im Innern der Zentralkapsel haben keinen Einfluß auf die Öffnungen; sowohl die Astropyle, als auch die beiden Parapylen bleiben bis zur vollendeten Auflösung des Primärkernes, ja, überhaupt solange die Zentralkapsel in ihrer äußeren Form fortbesteht, erhalten. Was die Hauptöffnung betrifft, so ist dies Verhalten auch aus Figur 6, Tafel VIII ersichtlich.

Zerfall der Zentralkapsel.
Bildung vielkerniger Protoplasmaballen im Skeletthohlraum.

Die nun folgenden Stadien zeigen uns die *Aulacantha* in einem wesentlich veränderten Aussehen. Die Zentralkapsel als solche ist verschwunden und statt ihrer finden sich in dem Hohlraum des Skeletts eine größere Anzahl vielkerniger Protoplasmaballen.

Die infolge des Zerfalls der Zentralkapsel entstehenden Teilstücke, deren Bildung durch die Auflösung der Kapselmembran eingeleitet wird, sind annähernd kugelig oder von länglich-runder Gestalt, ihr Durchmesser schwankte meist zwischen 60 und 100 μ, doch wurden vielfach auch größere und kleinere Ballen beobachtet. In anderen Fällen bilden die Ballen noch mehr zusammenhängende unregelmäßig geformte, gelegentlich einzelne Radialstacheln umgreifende Massen. Mehr oder minder tiefe Einschnürungen an der Oberfläche dieser Gebilde deuten den Verlauf an, den die Zerklüftung der Massen nimmt.

Eine weitere hervorstechende Eigentümlichkeit dieses Entwicklungsstadiums ist, daß vom Phaeodium jetzt nichts mehr zu sehen ist. Es spielt keinerlei Rolle im Verlaufe der Gametenbildung, und so benutzt das Tier den Zeitpunkt des Zerfalls der Zentralkapsel, um sich des unnötigen Ballastes zu entledigen.

Diese Veränderungen, namentlich das Fehlen des dunklen Phaeodiumklumpens, sind ein so auffälliges Merkmal, daß es leicht ist, derartige Zustände schon mit bloßem Auge zu erkennen. Außer den erwähnten Besonderheiten des Stadiums ist hervorzuheben, daß das Skelett zu dieser Zeit noch gut erhalten zu sein pflegt. Eine *Aulacantha* in der in Rede stehenden Phase der Entwicklung findet sich in Figur 1 auf Tafel IX abgebildet.

Nun tritt eine weitere Aufteilung der Weichkörpermassen ein: die größeren runden Ballen werden in kleinere zerlegt. Infolge dieses Vorganges kommt es zur Ausbildung eines Zustandes, wie er uns in Fig. 6 unserer Tafel IX vor Augen tritt. Ich sah hier die etwas größeren Ballen des vorerwähnten Stadiums zum Teil noch in der Zerklüftung begriffen. Es entstehen dabei gestreckte oder unregelmäßig rundliche Körper, an denen Einschnürungen und heller erscheinende Trennungslinien den sich vorbereitenden Zerfall in eine entsprechende Anzahl kleinerer runder Ballen erkennen lassen (Taf. IX, Fig. 7). Bei den isolierten Kugeln fand ich das Protoplasma der äußeren Schicht, die sich durch etwas feinere Struktur auszuzeichnen schien, hin und wieder in einen kleinen breiten oder mehr zugespitzten Höcker ausgezogen. Der Durchmesser der einzelnen Kügelchen betrug bei dem einen von mir in diesem Stadium beobachteten Stücke durchschnittlich etwa 25—30 μ.

Zwischen den kleinen Kügelchen sah ich noch einige unregelmäßig gestaltete kernlose Plasmafetzen. Vielleicht waren es Reste des extrakapsularen Protoplasmas, es kann aber auch sein, daß es sich hier um losgetrennte Teile der Ballen handelte.

Es bleibt ohnehin noch die Frage zu entscheiden, was aus dem extrakapsularen Protoplasma wird, ob es bei dem Zerfall der Zentralkapsel sich mit deren Sarkodemassen vereinigt, oder ob es zu Grunde geht. Ich glaube eher das letztere annehmen zu sollen, jedenfalls meine ich, daß es, wenn es überhaupt am Aufbau der Gameten beteiligt ist, hierbei doch nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen wird.

Die Erscheinungen der Auflösung, wie sie an dem Weichkörper zu Tage treten, spiegeln sich auch in dem Zustande des Skelettes allmählich wieder. Mit dem Schwinden der extrakapsularen Bestandteile des Weichkörpers, die bis dahin den lose zusammengefügten Kieselgebilden eine Stütze gewährten, beginnt auch der Zusammenhalt der Skelettstücke sich mehr und mehr zu lockern. Ein leichter Druck genügt jetzt schon, um die Teile von einander zu trennen, das Skelett zum Zerfall zu bringen (vgl. Fig. 6, Taf. IX).

So viel über die allgemeine äußere Beschaffenheit dieser Entwicklungszustände. Es würde nunmehr noch auf die Einzelheiten des Baues, wie sie sich bei genauerer Untersuchung ergeben, hier einzugehen sein.

Zunächst möchte ich noch bemerken, daß in den letzterwähnten und auch bereits in den voraufgehenden Stadien der Disintegration des primären Kernes das Verhalten der chromatischen Substanz Farbstoffen gegenüber deutlich verändert ist, insofern schon, als das Chromatin sich mit den gewöhnlichen Kernfärbemitteln recht schwer färben läßt. Die beste Wirkung erzielte ich mittels Eisenhaematoxylin, auch Eosin lieferte gute Präparate. Dagegen erhielt ich mit Karmin- und Haematoxylingemischen meist recht wenig befriedigende Resultate; an ganzen Tieren war innerhalb der gebräuchlichen Dauer der Einwirkung überhaupt keine Kernfärbung zu erreichen. Das mit Salzsäure-Karmin behandelte Totalpräparat, nach dem Fig. 1, Taf. IX gezeichnet wurde, konnte geradezu als ungefärbt gelten. Ich habe aus diesem Grunde späterhin selbst bei den ganzen Exemplaren Eisenhaematoxylin als Färbemittel angewandt, so z. B. auch bei dem Stück, das in Figur 6 dargestellt ist.

Als wesentliches Ergebnis der weiteren Untersuchung ist die Tatsache zu vermerken, daß die Entwicklung bei den hier in Rede stehenden Fortpflanzungserscheinungen wohl insofern eine einheitliche bei allen Individuen ist, als sie eben allgemein der Gametenbildung zustrebt, daß aber auch in diesem Falle wiederum eine Verschiedenheit in den Vorgängen Platz greift, die zur Entstehung zweier Arten von Fortpflanzungskörpern führt.

Während bis zu dem Punkte, auf dem die Zentralkapsel in ihrer äußeren Gestalt noch erhalten ist, nichts beobachtet wurde, was auf einen verschiedenen Verlauf der Weiterentwicklung hingedeutet hätte, treten nach Zerfall der Kapsel an den Individuen deutliche Unterschiede zu Tage.

In dem einen Falle (vgl. Taf. IX, Fig. 5) haben wir nach der Zerklüftung der Zentralkapsel Ballen aus einem grob strukturierten Protoplasma vor uns, das größere und kleinere Alveolen aufweist und in das die Kerne eingelagert sind. Nach außen zu ist die Plasmamasse durch eine scharfe Umrißlinie begrenzt. Es ist auch ein zartes Häutchen an der Oberfläche ausgebildet, dies war aber stets von außerordentlicher Feinheit, nie erschien es doppelt konturiert. Neben einander liegende Ballen standen gelegentlich noch durch kernlose Protoplasmazüge im Zusammenhang.

Die Zahl der Kerne ist zwar recht bedeutend, doch sind sie immerhin noch durch größere, vom Protoplasma ausgefüllte Zwischenräume von einander getrennt. Die Kerne selbst sind kugelig oder länglichrund. Ihr Durchmesser wurde auf 3,5 bis 4 μ festgestellt. Mit einer einzigen Ausnahme, wo die chromatische Substanz — offenbar in Folge unzureichender Fixierung — ein homogenes Aussehen zeigte, befanden sich die Kerne regelmäßig im Knäuelstadium. Der Fadenknäuel erschien stets recht dicht, und meistens ließ sich außerdem auch noch ein kleines rundes zentrosomenartiges Körperchen im Innern der Kerne erkennen. Ihr Aussehen stimmt also vollkommen mit dem der Kerne überein, die vor der Auflösung der Zentralkapsel in ihrem Protoplasma anzutreffen waren (vgl. Taf. VIII, Fig. 11). Teilungsstadien wurden jedoch innerhalb der Ballen niemals beobachtet.

In diese Entwicklungsreihe gehört das in Figur 1 auf Tafel IX abgebildete Stadium hinein. Ebenso ist auf der gleichen Tafel Figur 6, die mit ihren kleineren Plasmaballen einen weiter fortgeschrittenen Zustand darstellt, hierher zu beziehen. Leider konnte ich im letzteren Falle eine genauere Untersuchung an Schnitten nicht vornehmen. Das einzige Exemplar, das ich besaß, war in Canadabalsam aufbewahrt. Bei dem Versuch, das Einschlußmittel aufzulösen, drohte das Stück gänzlich auseinander zu fallen und verloren zu gehen, so daß ich froh sein mußte, dieser Gefahr noch rechtzeitig durch Wiederherstellung des Präparates begegnen zu können. So kann ich leider über die Struktur der Kerne auf dieser späteren Entwicklungsstufe nichts Genaueres angeben. Ihr Durchmesser war nicht wesentlich geringer als in den größeren Ballen, er betrug durchschnittlich 3 μ[1]).

Äußerlich und auf den ersten Blick den vorerwähnten Stadien durchaus ähnlich, aber doch bei genauerer Betrachtung leicht von ihnen zu unterscheiden, sind die im Folgenden beschriebenen Zustände, bei denen die Entwicklung zu einem andern Endziel führt.

Schon die Untersuchung in toto läßt gewisse Unterschiede in der Struktur der Ballen bei den einzelnen Individuen erkennen. Erscheinen die Ballen in dem einen Falle, wie wir sahen, als derb strukturierte Protoplasmamassen, in denen man die Kerne, wenn es gelang, sie kräftig genug zu färben, relativ locker zerstreut findet, so zeichnen sich im Gegensatz dazu die betreffenden Gebilde bei anderen Tieren durch eine viel dichtere und manchmal in der Oberflächenansicht bis zu einem gewissen Grade regelmäßige, konzentrische Lagerung ihrer Kerne aus. Vor allen Dingen aber fällt ein eigentümlich flimmerndes Aussehen der Ballen auf, das von der Anwesenheit unzähliger kleiner Kristalloide herrührt. Figur 2 auf Tafel IX gibt einen einzelnen solchen Ballen bei mittelstarker Vergrößerung wieder.

Besonders deutlich treten jedoch die Unterschiede zwischen den einander entsprechenden Stadien der beiden Entwicklungsreihen bei einem Vergleich von Schnitten zu Tage. Ich verweise in dieser Beziehung einerseits auf die uns bereits bekannte Figur 5 der Tafel IX, andererseits auf Figur 3 der gleichen Tafel, die sich auf den letztgeschilderten Zustand bezieht.

Der einzelne Ballen ist wiederum äußerlich scharf begrenzt. An seiner Oberfläche sieht man eine feine Hüllmembran differenziert. Hier und da findet man auch in diesem Falle nebeneinander liegende Ballen durch Protoplasmazüge verbunden. Die Kerne sind bläschenförmig, kugelig und besitzen etwa die gleiche Größe wie bei den vorerwähnten Stadien. Sie sind jedoch weitaus zahlreicher als dort und so dicht gelagert, daß die ganzen Ballen auf den ersten Blick eigentlich nur aus Kernen zu bestehen scheinen. Statt des sonst relativ reichlich vorhandenen, grob strukturierten und von Alveolen durchsetzten Protoplasmas treffen wir im vorliegenden Falle nur ganz geringe Mengen einer sich blaß färbenden, feinkörnigen Sarkode an, die bald die spärlichen Lückenräume zwischen den Kernen ausfüllt, bald nur in Gestalt dünner Faserzüge erscheint. Hierzu kommt als weiterer wichtiger Unterschied noch das Vorhandensein

[1]) Nebenbei sei hier noch erwähnt, daß sich zwischen den Ballen ein paar längere und kürzere Protoplasmastränge fanden, die dicht mit kleinen Kernen durchsetzt waren (vgl. Tafel IX, Figur 8). Wie mir schien, waren es Bruchstücke einer Acanthometride, in denen die Skeletteile aufgelöst waren. Offenbar handelte es sich um von außen stammende, nicht zur *Aulacantha* selbst gehörende Gebilde.

der schon erwähnten Kristalloide. In meinen Schnitten waren sie allerdings nicht mehr aufzufinden; sie waren bei dem Prozeß des Färbens und Auswaschens der Objekte in Lösung geraten.

Im Hinblick auf den Bau der Kerne habe ich noch zu erwähnen, daß ich dieselben zu dieser Zeit stets in der gleichen Phase der Entwicklung fand. Offenbar handelt es sich um einen Ruhezustand. Regelmäßig zeigte sich das Chromatin in ihrem Innern in Bröckchen und Strängen angeordnet, die vielfach eine radiäre Orientierung aufwiesen. Das Vorhandensein zentrosomenartiger Körperchen, von denen sich jetzt aber immer nur eins im Kerne fand, konnte auch hier festgestellt werden. In den mit Eisenhaematoxylin tingierten Präparaten waren sie unter den Chromatinteilchen allerdings nicht immer ganz sicher herauszufinden, doch fielen sie bei Eosinfärbung als dunkle Kügelchen deutlich auf. Teilungsvorgänge oder Anzeichen für das Bevorstehen solcher Erscheinungen habe ich in dieser Periode nie beobachtet.

Was nun noch die Kristalloide betrifft, so sind es längliche Gebilde, die in der Mitte am dicksten, an den Enden dagegen zugespitzt sind. Sie besitzen also eine etwa spindel- oder vielleicht richtiger: doppelpyramidenförmige Gestalt, denn es sieht so aus, als ob Kanten vorhanden sind, und der Querschnitt scheint viereckig zu sein. Die größten unter ihnen hatten eine Länge von 1,8 μ. Über ihre optischen Eigenschaften war bei der geringen Größe nichts Sicheres festzustellen, ebenso konnte ich wegen Mangels ausreichender Materialmengen die chemische Beschaffenheit nicht näher untersuchen. Die Zahl der Kristalloide in einem Ballen ist außerordentlich bedeutend, da auf jeden Kern ein bis drei derselben entfallen. Es ist aber bei der dichten Häufung der Kerne nicht ganz leicht festzustellen, wo die Kristalloide ihre Lage haben. Aus meinen Untersuchungen ganzer Ballen habe ich den Eindruck gewonnen, daß sie innerhalb der Kerne gelegen sind, und noch sicherer glaube ich dieses Verhalten an einem Quetschpräparat nachgewiesen zu haben; die blasse Färbung der mit Salzsäure-Karmin tingierten Kerne, deren äußere Umrisse in dem Balsampräparat nur mit größter Mühe zu erkennen waren, erschwerte aber die Entscheidung der Frage sehr. In Figur 4, Tafel IX habe ich einen Haufen von Kernen, die durch Zerdrücken eines Ballens isoliert worden waren, mit ihren Kristalloiden im Innern wiedergegeben. An Schnitten konnte ich meine Beobachtungen leider nicht kontrollieren, da, wie schon erwähnt, die Kriställchen immer aufgelöst waren.

Wiederholt ist schon früher das Vorkommen kristallartiger Bildungen im Protoplasma beobachtet worden. Zuerst hat, soweit die Protozoen in Frage kommen, wohl Auerbach (**1855**; Taf. XX, Fig. 12 und 13) solche Gebilde bei seiner *Amoeba actinophora* gesehen; später fand Gruber (**1883**; Taf. XIX, Fig. 9) ganz ähnlich gestaltete Kristalloide, wie ich sie bei *Aulacantha* sah, in der Sarkode von *Amoeba proteus*. Am bekanntesten dürfte das Beispiel sein, das die fruktifikativen Sphaerozoëen-Kolonien darbieten. Hier erscheinen bei der Isosporenbildung neben den Kernen kleine Kriställchen, deren Größe und Gestalt bei den einzelnen Arten und je nach dem Entwicklungszustande Verschiedenheiten zeigt (vgl. Brandt, **1885**).

Aber auch im Innern von Kernen ist bereits das Auftreten von Kristalloiden konstatiert worden, es liegen sogar eine ganze Reihe von einschlägigen Notizen vor, die sowohl pflanzliche wie tierische Objekte betreffen. Um mich hier auf einige Befunde aus dem Gebiete der Zoologie zu beschränken, verweise ich nur auf die Untersuchungen von List (**1897**), der über die Ent-

wicklung von Kristalloiden in den Kernen der Wanderzellen bei Echiniden berichtet, ferner auf die teils älteren, teils neueren Angaben verschiedener anderer Autoren, so von Frenzel (**1882** und **1886**), Mingazzini (**1889**), Rengel (**1897**), Lenhossék (**1897**), Sjövall (**1901**), Hadži (**1907**).

Ich selbst habe bei einigen unter meinen Vorräten gefundenen Sphaerozoëen-Kolonien versucht, soweit das spärliche Material es zuließ, über die Entstehung der Kristalloide und die möglicherweise auch hier bestehenden Beziehungen zum Kern Näheres festzustellen. Schon Brandt (l. c.) betont an mehreren Stellen, daß die bei der Isosporenbildung erscheinenden Kriställchen stets in unmittelbarer Nähe der Kerne auftreten, ihnen sogar gelegentlich direkt anliegen.

Bei der von mir untersuchten *Collozoum*-Art fand ich in einzelnen Individuen vollkommen entsprechende kleine Kristalloide, wie ich sie oben für *Aulacantha* beschrieb, nur waren sie etwas größer, denn ihre Länge betrug 2—2,8 μ. Ihre Lage hatten sie außerhalb, jedoch in allernächster Nähe der Kerne. Außerdem sah ich aber auch Fälle, in denen nicht ein einziges Kristalloid außerhalb der Kerne zu finden war, während im Innern aller Kerne kleine helle Einschlüsse, augenscheinlich die ersten Anlagen der Kristalloide, die späterhin den Kern verlassen, zu erkennen waren. Ebenso wurden Zwischenstadien beobachtet, wo nur wenige freie Kriställchen angetroffen wurden. Dabei sah ich einzelne Kerne, deren Oberfläche eine kleine Vorwölbung aufwies. An der betreffenden Stelle war dann ein Kristalloid sichtbar, das im Begriffe war, mit dem einen spitzen Ende voran, aus dem Kerninnern herauszutreten. Außerhalb der Kerne wachsen darauf die Kriställchen weiter heran. Die spätere Größenzunahme wurde auch schon von R. Hertwig (**1876**, p. 29) festgestellt. Es ist wohl anzunehmen, daß hinsichtlich der Bildungsweise der Kristalloide die Radiolarienarten sich unter einander im Wesentlichen gleich verhalten.

Um ein anderes Beispiel dafür anzuführen, daß im Innern von Kernen entstandene Kristalloide späterhin aus diesen hervortreten, sei eine Angabe Prowazeks (**1905b**, p. 405) erwähnt, wonach im Blute gelbsüchtiger Seidenraupen Nukleoproteïnkristalloide gefunden werden, deren Bildungsstätte die Kerne der Leukozyten sowie die Fettkörperzellkerne sind. Ebenso fand Sjövall (**1901**) ganz ähnliche Kristalloide, wie er sie im Kern sah, auch im Plasma der betreffenden Zellen.

Die weiteren Schicksale der vielkernigen Ballen.

Wir kehren nunmehr wieder zu den kernhaltigen Ballen zurück, um ihre weiteren Schicksale zu verfolgen.

Ob auch bei den zuletzt geschilderten kristallführenden Stadien, ebenso wie bei den vorerwähnten protoplasmareicheren Zuständen, die Ballen noch wieder in kleinere zerfallen, habe ich nicht ermitteln können, es ist aber wahrscheinlich, vielleicht hat sogar Immermann ein derartiges Individuum von *Aulacantha* vorgelegen. Das von ihm abgebildete Stück enthält nämlich zahlreiche kleinere runde Ballen, deren Inhalt nach Immermanns Angabe »vollkommen die Gestalt kleiner Kügelchen zeigte«, woraus man auf dichtgelagerte Kerne und Protoplasma-

armut schließen könnte. Kristalloide werden zwar nicht erwähnt, doch könnten sie bei dem Färbungsprozeß gelöst worden sein.

Wenn es mir auch nicht gelang, die letzten abschließenden Stadien der Gametenbildung zu erhalten, so liegt doch der Verlauf der weiteren Vorgänge im Wesentlichen klar zu Tage: Die kernerfüllten kleinen runden Ballen beiderlei Art zerfallen in eine der Menge der Kerne entsprechende Zahl von Gameten, die bei ihrem Ausschwärmen das leere in Auflösung geratende Skelett des Muttertieres zurücklassen und in einer weiterhin noch näher zu untersuchenden Weise wieder zur Entstehung junger Aulacanthen führen. Es erscheint mir dabei sehr wahrscheinlich, daß, ähnlich wie es nach den Beobachtungen Brandts (**1895a**) bei *Thalassicolla* der Fall ist, auch bei *Aulacantha* infolge Zerfalls des hydrostatischen Apparates ein Untersinken der in Gametenbildung begriffenen Individuen und ein Ausschwärmen der Fortpflanzungskörper in etwas größeren Tiefen stattfindet.

Die Befunde lassen weiterhin unzweideutig erkennen, daß zwei verschiedene Formen von Gameten gebildet werden, von denen im gleichen Tier immer nur eine Art zur Entstehung kommt. Da der Zerfall der Ballen und die frei gewordenen Gameten selbst von mir nicht beobachtet wurden, so kann ich über den Bau der letzteren leider nichts Bestimmtes angeben, doch dürfen wir wohl aus den Verhältnissen, wie wir sie bei den unmittelbar voraufgehenden Entwicklungszuständen antreffen, auf gewisse Unterschiede ihres Aussehens schließen.

In dem einen Falle weisen die Gameten außerordentlich wenig, fein strukturiertes Protoplasma auf, so daß sie in der Hauptsache aus dem großen bläschenförmigen Kern bestehen. Außerdem sind ein paar kleine Kristalloide vorhanden.

Die andere Form von Gameten ist durch den Besitz reichlicheren Protoplasmas ausgezeichnet, sie sind infolge dessen auch größer als die ersterwähnten. Das Plasma zeigt eine grobe Struktur. Auch hier ist der Kern rund und bläschenförmig, Kristalloide fehlen jedoch.

Ob außerdem auch eine Verschiedenheit hinsichtlich der Struktur der Gametenkerne besteht, wage ich nicht, zu entscheiden, weil es nicht sicher ist, daß bei den beobachteten Stadien die Umwandlungen überall bereits abgeschlossen waren.

Daß eine oder ein paar Geißeln vorhanden sind, möchte ich für höchst wahrscheinlich halten, schon deswegen, weil solche auch bei den Schwärmern anderer Radiolarien (Sphaerozoëen, Colliden, Acanthometriden) entwickelt sind. Zudem lassen die später zu erwähnenden Befunde Schröders wohl keinen Zweifel an der Richtigkeit dieser Annahme. Möglicherweise stehen die zentrosomenartigen Körper, die ich in den Kernen bei der Gametenbildung von *Aulacantha* nachwies, mit der Entstehung von Geißeln in Beziehung[1]). Ich brauche dabei nur an die Verhältnisse bei Trypanosomen und ähnlichen Formen, an den Blepharoplasten bei pflanzlichen Spermatozoiden zu erinnern.

[1]) Nach Brandt (**1905**, p. 253) entspringen bei den Schwärmern von *Thalassicolla* die beiden Geißeln »dicht am Kern«. Auch dort sind, wie ich feststellen konnte (siehe Näheres im Folgenden), bei der Gametenbildung zentrosomenartige Bildungen in den Kernen zu beobachten.

Es ist ferner wohl mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, daß die beiden Arten von Schwärmern, wie sie bei *Aulacantha* gebildet werden, in dem Verhältnis von Makro- und Mikrogameten zu einander stehen. Die größeren protoplasmareichen Gameten werden das weibliche, die kleineren, in der Hauptsache aus einem Kern und nur ganz geringen Protoplasmamengen bestehenden Schwärmer dagegen das männliche Element darstellen. In der Verschmelzung zweier solcher verschieden gestalteter Gameten hätten wir die Grundlage für die Entwicklung eines neuen *Aulacantha*-Individuums zu erblicken[1]). Die Richtigkeit dieser Annahme vorausgesetzt, bieten sich damit ganz ähnliche Verhältnisse dar, wie sie hinsichtlich des Eies und der Samenzelle bei den Vielzelligen bestehen, und wie sie uns auch aus den Reihen der Protozoen schon wohl bekannt sind. Eine Stütze für diese Deutung der Befunde erblicke ich vor allen Dingen in der Tatsache, daß bei *Aulacantha* die kleinere Gametenform, nach der Zahl der Kerne zu schließen, in viel reichlicherer Menge als die größere protoplasmareichere zur Ausbildung gelangt.

Gerade bei Radiolarien sind ja schon ganz entsprechende Beobachtungen von R. Hertwig (**1876**), ferner besonders von Brandt (**1885**, **1890**, **1905**) und neuerdings von Huth (**1913**) gemacht worden. Wir wissen, daß bei den koloniebildenden Arten, den Sphaerozoëen — für die Colliden, speziell für *Thalassicolla*, ist die Frage noch umstritten — sogar drei verschiedene Schwärmerformen zur Ausbildung gelangen, daß außer den einander gleichenden Isogameten auch geschlechtlich differenzierte Anisogameten entstehen[2]). Der Größenunterschied der letzteren beruht, wie Brandt für die Sphaerozoëen (l. c., p. 172) angibt, »hauptsächlich darauf, daß die Makrosporen sehr viel, die Mikrosporen sehr wenig Plasma enthalten«. Außerdem ist es eine charakteristische Eigentümlichkeit der Anisogameten bei den Sphaerozoëen, daß die Kerne der Mikrogameten gröbere Körner und Fäden aus chromatischer Substanz enthalten als die Makrogametenkerne. Weiter wäre das Auftreten von Kristalloiden hervorzuheben, die allerdings ebensowohl bei Isogameten wie bei Anisogameten angetroffen werden. Auch für die Entstehung der geschlechtlich differenzierten Gameten in verschiedenen Individuen finden wir ein Analogon bei den Collosphaeriden unter den koloniebildenden Radiolarien, wohingegen bei allen Sphaero-

[1]) Daß die Entwicklung einen andern Verlauf nimmt, so daß vielleicht aus der einen der beiden Gametenarten agam, auf direktem Wege ohne das Dazwischentreten geschlechtlicher Vorgänge, die junge *Aulacantha* entsteht, während bei der andern Gametenform die Vereinigung zweier einander gleichender, aber von verschiedenen Individuen herstammender Fortpflanzungskörper (Homogamie) die Vorbedingung zur Weiterentwicklung bildet, dürfte nach allem wohl ziemlich ausgeschlossen erscheinen. Ich halte vielmehr die obige Annahme, daß die beiden Arten von Gameten als geschlechtlich differenzierte Paarlinge zueinander gehören (Heterogamie), für weitaus wahrscheinlicher. Der Umstand, daß die eine Gametenform fast ausschließlich aus Kernsubstanz besteht, läßt sie von vornherein für eine andere Art der Weiterentwicklung, vor allem aber zum Aufbau einer selbständigen Existenz, ungeeignet erscheinen und drückt ihr das Gepräge des in der Befruchtung des Makrogameten seine Lebensaufgabe erfüllenden Mikrogameten auf.

[2]) Für die Annahme, daß auch bei *Aulacantha* möglicherweise noch eine andere Form von Gameten gebildet werde, spricht keine meiner Beobachtungen. Während Brandt im Gegensatz zu Huth (**1913**, p. 104) bei *Thalassicolla* eine Verschiedenheit der bei dem Zerfall des primären Kernes entstehenden kleinen Kerngebilde festgestellt zu haben glaubt — aus dem »Kernsaft« sollen die Mikrogametenkerne, aus den »Nukleolen« die Kerne der Makrogameten hervorgehen — zeigt bei *Aulacantha* die Entwicklung der Gametenkerne im gleichen Individuum stets einen vollkommen einheitlichen Verlauf. Auch in den spätesten, dem Ausschwärmen der Gameten zweifellos unmittelbar voraufgehenden Stadien sah ich keinerlei Unterschiede. Eine zweifache Art der Gametenbildung findet nach Brandts Untersuchungen (**1885**) wahrscheinlich auch bei Acanthometriden statt.

zoiden, im Gegensatz zu *Aulacantha*, Makro- und Mikrogameten in demselben Tiere gebildet werden. Für *Thalassicolla* ist die Frage, wie gesagt, noch nicht geklärt. So sollen nach Brandt aus dem Kern eines und desselben Tieres Makro- und Mikrogameten entstehen; nach Huth dagegen bringt das eine Individuum Makro-, das andere Mikrogameten hervor. Nur gewisse zweikernige Zustände von *Thalassicolla spumida* werden von Huth als hermaphrodit gedeutet; in diesem Falle soll der eine Kern Mikro-, der andere Makrogameten liefern.

Ich bin im II. Teil meiner *Aulacantha*-Arbeit (**1909a**, p. 200ff.) noch weiter auf die Kernverhältnisse bei der Fortpflanzung der Thalassicollen und der diesen Formen nahe stehenden Oroscenen eingegangen, Bezüglich der auf mitotischem Wege erfolgenden Teilung der Kleinkerne von *Thalassicolla* konnte ich die kurze Notiz Brandts nach eigenen Beobachtungen noch dahin ergänzen, daß in diesem Falle, ähnlich wie bei *Aulacantha*, an den Polen der Teilungsspindeln minimale zentrosomenartige Körperchen nachzuweisen sind (siehe Textfig. 118). Huth (**1913**, p. 45) bestätigt diese Angabe, die sich auf den von ihm als »Schlauchkerngenese« bezeichneten Vorgang (? Mikrogametenbildung Huth, Anisosporenbildung Brandt) bezieht.

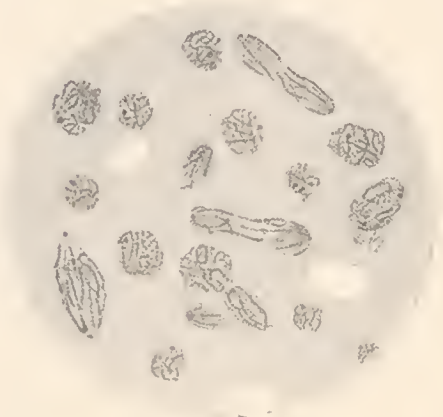


Fig. 118.
Partie aus einem Schnitt durch die Zentralkapsel einer in Gametenbildung begriffenen *Thalassicolla*. Die Kleinkerne (Gametenmutterkerne) in Teilung oder im vorbereitenden Knäuelstadium. Die Zusammengruppierung der Kerne zu radiär gerichteten Strängen oder Schläuchen tritt an dem hier abgebildeten kleinen Teil des Schnittes nicht zu Tage. Original.

Alles in Allem lassen die Untersuchungen erkennen, daß hinsichtlich der Vorgänge bei der Gametenbildung bei den verschiedenen Radiolarienformen eine ansehnliche Mannigfaltigkeit besteht, ja, daß selbst bei einander näher stehenden Formen wesentliche Verschiedenheiten hervortreten.

Im Hinblick auf die bei *Aulacantha* vorliegenden Verhältnisse bleibt noch die Frage zu berühren, welche Bedeutung der Gametenbildung in der Gesamtheit der Fortpflanzungserscheinungen zukommt und in welcher Beziehung sie zu den andern bei diesem Radiolar beobachteten Vermehrungsarten steht.

Während es sich bei den einfachen Prozessen der Halbierung um Fortpflanzungsvorgänge vegetativer Natur handelt, sehen wir mit der Erzeugung zweier differenter Gametenformen auch geschlechtliche Erscheinungen sich in den Entwicklungskreis unseres Objektes einfügen.

Aus der Gruppe der Radiolarien sind uns derartige Fälle ja seit langem bekannt und die neuere Forschung hat die Zahl der Beispiele durch Feststellung ähnlicher Verhältnisse in anderen Protozoenabteilungen erheblich vermehrt.

Gerade so wie bei den Sphaerozoëen — bei *Thalassicolla* sollen nach Huth vegetative Teilungsprozesse fehlen — dürfen wir auf Grund der vorliegenden Befunde auch für *Aulacantha* ein Alternieren geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzungsvorgänge, einen Generationswechsel annehmen, in welchem hier einerseits die verschiedenen Arten der einfachen Zweiteilung, andererseits die im Dienste der sexuellen Vermehrung stehende Gametenbildung mit einander verknüpft sind.

Leider liegen über das weitere Schicksal der Schwärmer nach ihrem Freiwerden und ihre Umwandlung zum fertigen Tiere für keine Radiolarienart Beobachtungen vor und auch hinsichtlich der individuellen Entwicklung des Tripyleenkörpers aus dem befruchteten Makrogameten lassen sich höchstens einige Vermutungen aussprechen.

In erster Linie wird man bei der Frage nach dem Aussehen der jugendlichen Zustände wohl an jene kleinen nackten oder doch eigener Skelettausscheidungen entbehrenden Tripyleen erinnert, wie sie uns zuerst durch Haeckel bekannt geworden sind. Inwieweit wir zu der Annahme berechtigt sind, daß es sich bei diesen Formen um frühe Entwicklungsstadien anderer Tripyleenarten handelt, soll weiter unten in einem besonderen Kapitel untersucht werden. Hier möge zunächst noch dasjenige zusammengestellt sein, was bei anderen Tripyleen an Stadien der Gametenbildung zur Beobachtung gelangte.

Sonstige Funde von Stadien der Gametenbildung bei Tripyleen.

Die von Immermann (**1904**) gegebene Beschreibung und Abbildung einer in Gametenbildung begriffenen *Aulacantha* habe ich schon kurz erwähnt. Das betreffende Exemplar war von Brandt in einem Balsampräparat aus Neapel mitgebracht und von ihm als »Polyzoënstadium« bezeichnet worden. Allerdings scheint Immermann über die Zugehörigkeit dieses Entwicklungszustandes zu den von mir 1896 beschriebenen Stadien der Schwärmerbildung mit sich nicht völlig im Klaren gewesen zu sein. Das von Immermann (l. c., Taf. I, Fig. 2) abgebildete Individuum befindet sich etwa in dem Zustande, wie ihn meine Figur 6 auf Tafel IX zeigt. Ob der Inhalt der einzelnen »rundlichen Gebilde«, der gelegentlich in Folge Platzens des kleinen Ballens herausgetreten war und »vollkommen die Gestalt kleiner Kügelchen zeigte«, aus Kernen oder fertigen Gameten bestand, ist leider nicht festzustellen.

Ein besonderes Interesse dürfte dagegen die Auffindung einer in einem vorbereitenden Stadium der Gametenbildung befindlichen Caementellide beanspruchen, über die ich seiner Zeit (**1909a**, p. 207 und 208, Taf. XVII, Fig. 62 und 63) schon berichtete.

Es handelt sich in diesem Falle um ein von mir im Golf von Neapel erbeutetes Exemplar, das sich durch beträchtliche Größe und durch den Besitz zweier gut erkennbarer Nebenöffnungen auszeichnete. Es entbehrte des großen primären Kernes in seiner Zentralkapsel und besaß statt dessen eine Menge kleinerer Kerne, die durch das Endoplasma zerstreut waren. Ich verweise hier auf Fig. 9 meiner Taf. X, die einen Schnitt durch das ganze Tier mit den Kieselteilen an seiner Oberfläche wiedergibt.

Eine genauere Untersuchung zeigte, daß die Kleinkerne in Teilung begriffen waren. Diese Verhältnisse sind aus Textfigur 119 ersichtlich, die einen Teil aus einem der Schnitte bei stärkerer Vergrößerung darstellt. Die Teilungsvorgänge, die sich unter dem Bilde einer primitiven Mitose abspielen, sind ganz ähnliche wie bei *Aulacantha*. Die Zahl der Chromosomen ist auch im vorliegenden Falle wieder relativ gering, sie mag höchstens 10—12 betragen. Wo in der Zeichnung weniger Chromosomen zu finden sind, handelt es sich augenscheinlich nur um angeschnittene Kerne. Die Chromatinfäden ließen unter günstigen Verhältnissen eine deutliche

Zusammensetzung aus perlschnurartig an einander gereihten Chromatinkügelchen erkennen. Eine Längsspaltung der Chromosomen findet nicht statt. Das ganze Kerngebilde streckt sich bei der Teilung in die Länge und die Chromosomen erfahren im Äquator der Teilungsfigur eine Durchschneidung quer zur Längsrichtung, wobei dann in ähnlicher Weise, wie Lauterborn (**1895**) es für *Ceratium hirundinella* oder Vahlkampf (**1905**) bei *Amoeba limax* beschreibt, die Tochterkerne von jedem Faden eine der Hälften erhalten. Nicht selten beobachtet man eine Krümmung oder Knickung der Spindel, so daß die Achsen der Tochterkerne im Winkel gegen einander geneigt sind. Ob auch centrosomenartige Körperchen an den Polen der Teilungsfiguren lagen, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Die dicht gelagerten, in meinem Präparat durch Eisenhaematoxylin tiefschwarz gefärbten Chromatinfäden ließen nirgend eine sichere Entscheidung der Frage zu. Ich möchte auf Grund meiner Beobachtungen an *Aulacantha* und nach Erfahrungen an anderen Radiolarienformen aber annehmen, daß sie auch bei den Caementelliden nicht fehlen. Sehr gut konnte ich vor allem die Centrosomen bei Thalassicollen erkennen. Ich verweise auf Textfigur 118, Seite 168, die eine kleine Partie aus einem Schnitt durch die Zentralkapsel einer in Anisosporenbildung begriffenen *Thalassicolla* wiedergibt. Wir sehen hier die Kleinkerne (Gametenmutterkerne) in mitotischer Teilung begriffen oder im vorbereitenden Knäuelstadium und überall, besonders deutlich an den Polen der Spindeln, gewahren wir als minimale Kügelchen die Centrosomen. Die typische radiäre Anordnung der Kerne tritt an dem kleinen Ausschnitt nicht in die Erscheinung.

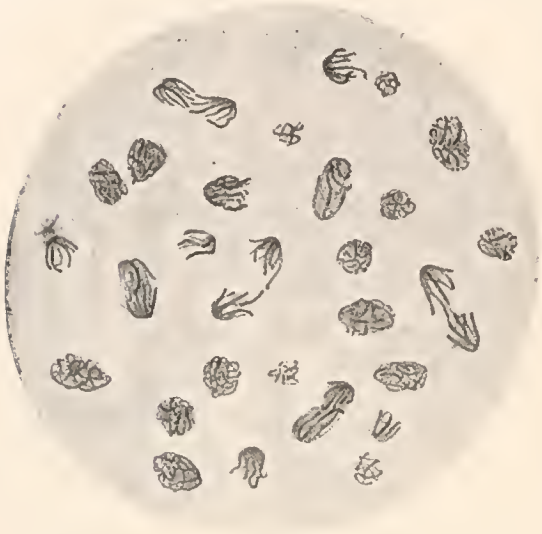


Fig. 119. *Caementella loricata* Borgert. Primärer Kern aufgelöst, Gametenmutterkerne in Teilung. Original.

Das Stadium des aufgelösten Primärkernes, wie ich es bei *Caementella* beobachtete, entspricht in allem Wesentlichen dem Zustande, den wir auch bei *Aulacantha* nach Auflösung des Primärkernes angetroffen haben (vgl. Taf. VIII, Fig. 6), und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es sich gerade wie hier, so auch dort um Vorgänge handelt, die mit der Gametenbildung im Zusammenhange stehen. Auf die nahe bevorstehende Auflösung der Zentralkapsel deutete bei unserer Caementellide auch die auffallende Feinheit der sonst recht derben Zentralkapselmembran hin.

Wir sehen somit, daß bei den Caementelliden — und das ist für gewisse Fragen, auf die ich im nächsten Kapitel einzugehen haben werde, von Wichtigkeit — gerade so, wie bei anderen Tripyleen, Fortpflanzung durch Teilungsvorgänge und durch Gametenbildung besteht.

Handelt es sich in dem letztgeschilderten Falle um eine von mir in Neapel gemachte Beobachtung, so lieferte andererseits auch das Material der Plankton-Expedition einen erwünschten Beitrag in Gestalt eines Stadiums der Gametenbildung bei einer Castanellide. W. J. Schmidt, der die Castanelliden des »NATIONAL« bearbeitete, berichtet (**1909**) Näheres über diesen Fund. Es lag ihm, wie er angibt, ein trefflich erhaltenes Exemplar von *Castanidium variabile* Borgert

vor, das bei der Untersuchung in toto eine Zentralkapsel, und, in Schnitte zerlegt, außer der Zentralkapsel auch die gewohnten Phaeodiummassen vermissen ließ. »Statt dessen«, so berichtet Schmidt, »ist der ganze Schalenraum von zahlreichen Kügelchen erfüllt, die in lockerm, anscheinend in Zerfall begriffenem Protoplasma eingebettet sind«. Diese Verhältnisse gibt Fig. 10 meiner Taf. X nach der Schmidtschen Originalzeichnung wieder.

Die »Sporenballen« haben bei *Castanidium* einen Durchmesser von 0,02 mm und sind im Allgemeinen rundlich. Ausnahmen finden sich in den Randpartien, wo die Ballen vereinzelt eine mehr längliche oder unregelmäßige Gestalt aufweisen. Die letztere Erscheinungsform wird von Schmidt mit amöboider Bewegungsfähigkeit in Zusammenhang gebracht. Fig. 11 auf Taf. X zeigt einige der bei Schmidt dargestellten Fälle dieser Art.

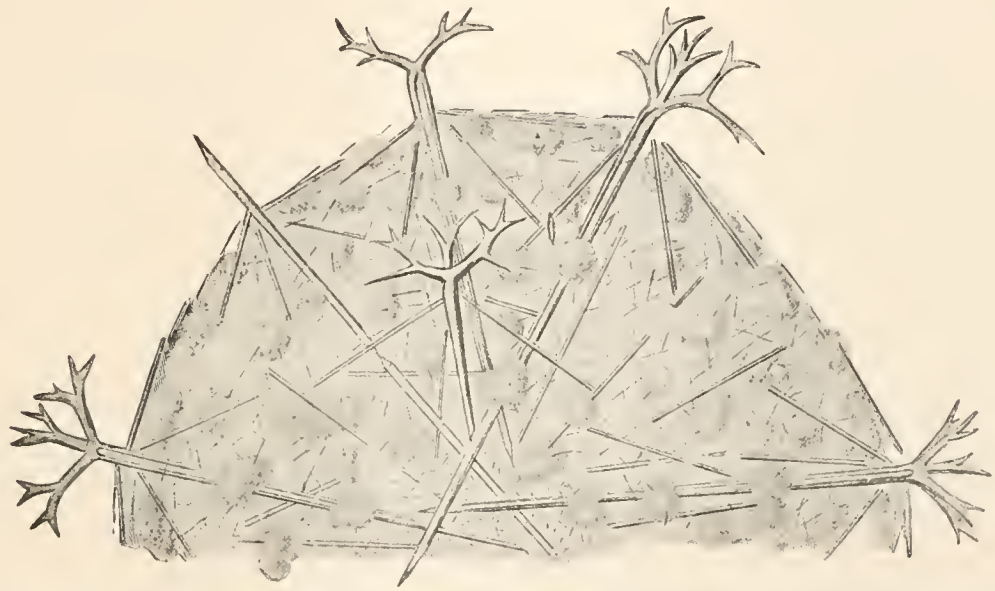


Fig. 120. Die Hälfte eines Exemplars von *Aulokleptes ramosus* Immermann. Gametenbildung (? Makrogameten). Statt der Zentralkapsel erfüllen zahlreiche Protoplasmaballen den Skelettraum, diese liegen peripher und enthalten zahlreiche Geißelschwärmer. Nach Schröder.

In dem Plasma der Sporenballen findet man eine größere Zahl kugeliger Kerne regellos verteilt. Besondere Strukturen wurden in den Kernen nicht wahrgenommen, letztere erschienen vielmehr völlig homogen, selbst bei Betrachtung mittels starker Vergrößerungen. Dabei wird man allerdings in Betracht zu ziehen haben, daß das Material eine Massenkonservierung erfahren hatte, die der Erhaltung feinster Einzelheiten nicht günstig sein konnte.

Schmidt sieht — offenbar wegen des in reichlicherer Menge vorhandenen Protoplasmas — den beobachteten Zustand als ein Stadium der Makrosporenbildung an.

Vergleichen wir diesen Fund mit entsprechenden Entwicklungsphasen von *Aulacantha*, so ergibt sich eine weitgehende Übereinstimmung, auf die auch Schmidt bereits hingewiesen hat.

Endlich konnte uns Schröder **(1913)** noch über ein paar weitere Stadien der Schwärmerbildung bei Aulacanthiden berichten. Ihm lagen aus dem Material der Deutschen Südpolar-

Expedition drei Exemplare von *Aulokleptes ramosus* Immermann vor, in denen sich Zentralkapsel und Kern aufgelöst hatten und deren Skelettraum statt dessen zahlreiche peripher gelagerte Protoplasmaballen aufwies. Überall fehlte das Phaeodium. Bei zwei Exemplaren, von denen zunächst die Rede sein soll, »fand sich um die Stelle herum, an welcher die Zentralkapsel sich jedenfalls befunden hatte, eine etwas dichtere Ansammlung feiner nadelartiger Gebilde (Fremdkörper), die auch sonst bei dieser Art im extrakapsulären Protoplasma vorhanden sind. Dies deutet darauf hin, daß die Exemplare zu Beginn der Sporenbildung nur je eine Zentralkapsel besessen hatten«. Die protoplasmatischen Teile im Innern des Skelettes boten den Anblick zahlreicher kugeliger bis wurstförmiger Gebilde, an deren Oberfläche von einer feinen Hülle nichts wahrzunehmen war. Bei Betrachtung des einen als Totalpräparat hergerichteten Individuums mittels schwacher Objektive (vgl. Textfigur 120) schien der Inhalt dieser Körper »aus sehr zahlreichen, dicht neben einander liegenden Kügelchen zu bestehen«. An dem andern in Schnitte zerlegten Stücke konnte bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen festgestellt werden, »daß der Inhalt aus kleinen Geißelschwärmern von etwa 0,004 mm Länge bestand« (vgl. Textfigur 120a und b). »Ihre Gestalt ist etwa eiförmig; ihr Plasma besitzt eine feine Wabenstruktur und manchmal einen vacuolenartigen Hohlraum, sowie kleine dunkle Körnchen«. »Der etwa kugelige Kern tritt bei Eisenhaematoxylinfärbung deutlich hervor. Er besitzt ein feines Kerngerüst, auf dem das Chromatin in Gestalt kleiner Brocken hauptsächlich unter der Kernoberfläche verteilt ist. An einem Pole der Schwärmer befindet sich eine ziemlich lange Geißel. Von den Kristallen war nichts mehr vorhanden.«

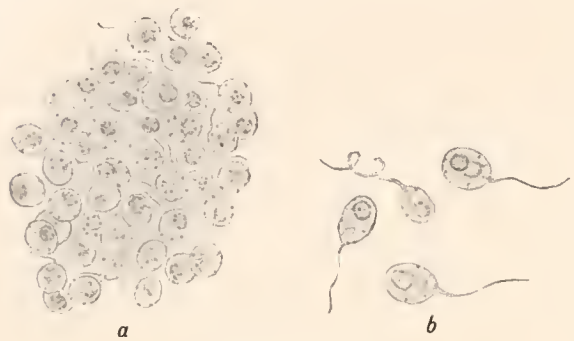


Fig. 120a und b.
a Teil eines Schnittes durch einen Protoplasmaballen; die Schwärmer haben sich bereits von einander gesondert und sind als solche zu erkennen.
b Einzelne Geißelschwärmer. Stark vergrößert.
Nach Schröder.

Das dritte Exemplar (vgl. Textfigur 121) unterschied sich nach Schröder von den beiden anderen, eben besprochenen, dadurch, »daß sich die Ballen aufgelöst hatten und die Schwärmer sich in flachen, inselartigen Gruppen unter dem äußern Gallertmantel ausgebreitet hatten. Auch hier war bei Beginn der Schwärmerbildung nur eine Zentralkapsel vorhanden gewesen«.

Diese Funde Schröders verdienen insofern ein besonderes Interesse, als sie meine Feststellungen an *Aulacantha* vervollständigen, denn hier gelangte zum ersten Mal das Endprodukt der Entwicklung, die voll ausgebildeten Gameten, zur Beobachtung, womit der Reihe von Stadien das zu erwartende Schlußglied angefügt werden konnte.

Schröder sieht in den vorerwähnten Funden Zustände der Mikrogametenbildung. Die Frage, ob hier Entwicklungsstadien männlicher oder weiblicher Fortpflanzungskörper vorliegen, dürfte sich aber an der Hand unserer heutigen Kenntnisse noch nicht mit voller Sicherheit entscheiden lassen. Vermutlich kommt Schröder zu seinem Schluß auf Grund der von ihm festgestellten Struktur der Kerne, bei denen er eine ähnliche Chromatinverteilung fand, wie ich

sie für die als Mikrogametenkerne gedeuteten Kerngebilde bei *Aulacantha* beschrieb. Daß die Kristalloide bei Schröders Exemplaren fehlten, dürfte allein auch kein Bedenken gegenüber Schröders Auffassung erregen, doch würde mich die reichliche Entwicklung des protoplasmatischen Bestandteiles der Schwärmer auf Grund meiner Befunde bei *Aulacantha* eher auf ihre Zugehörigkeit zu der andern Entwicklungsreihe — nämlich der Makrogameten — schließen lassen. Es wäre allerdings mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die Zugehörigkeit zu einer

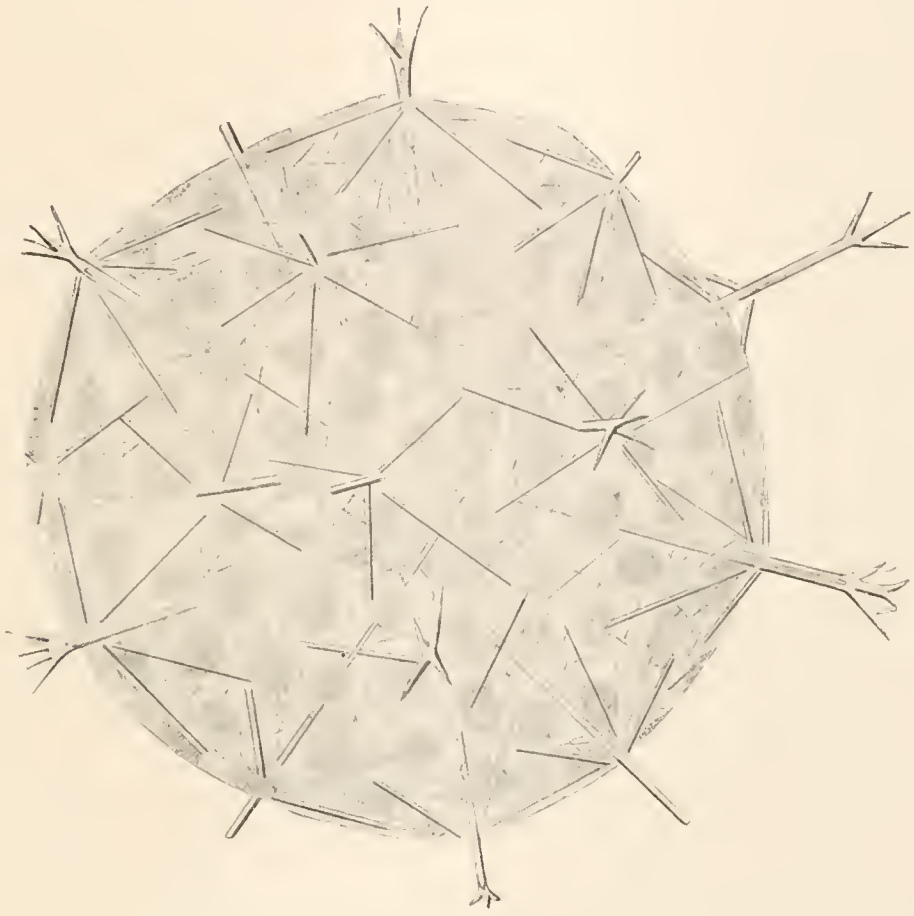


Fig. 121. Exemplar der gleichen Art wie Fig. 120. Späteres Entwicklungsstadium. Die Protoplasmaballen haben sich inselartig ausgebreitet. Nach Schröder.

andern Spezies oder fortgeschrittenere Entwicklung der Schröderschen Stadien sowie vielleicht auch eine weniger vollkommene Fixierung des Expeditionsmaterials jene Unterschiede bedingen, die im Vergleich mit den bei *Aulacantha* im Einzelnen beobachteten Verhältnissen zu Tage treten. Sehr erfreulich wäre es, wenn die Schwärmerbildung in ihren letzten Stadien einmal am lebenden Objekt beobachtet werden könnte und damit Gelegenheit geboten würde, alles aufzuhellen, was heute in dieser Frage noch weiterer Klärung bedarf.

Sind Phaeodiniden und Caementelliden Jugendstadien skelettführender Tripyleenarten?

Schon Haeckel, als der erste Beobachter jener Formen, die wir als Phaeodiniden und Caementelliden bezeichnen, wurde vor die Entscheidung der Frage gestellt, ob diese einfachsten aller Tripyleen als selbständige, zeitlebens eigener Skelettbildungen entbehrende Arten oder vielleicht nur als Entwicklungszustände anderer skelettführender Formen anzusehen sind. Haeckel (**1887**, p. 1543) neigt bezüglich seiner Phaeodiniden der ersteren Annahme zu, während wir bei Haecker, der sich in neuerer Zeit mit diesen Dingen auseinander zu setzen hatte (**1908**, p. 7ff.), mehr die andere Möglichkeit in den Vordergrund gerückt sehen. Ich selbst habe mich zu diesem Gegenstand seit 1891 verschiedentlich geäußert. Da inzwischen von anderer Seite dieser Gegenstand abermals berührt worden ist, so möge hier an der Hand der vorliegenden Angaben die Frage noch einmal nachgeprüft werden.

Bei meinen Untersuchungen war ich zu dem Resultat gekommen, daß »zum mindesten gewisse, den Caementelliden charakter tragende Formen« als vollentwickelte Tripyleen erscheinen, »die diese Stufe der Organisation in ihrem Leben überhaupt nicht überschreiten.« Ich betonte gleichzeitig die Möglichkeit, daß es neben letzteren Formen andere gibt, die als ursprünglich nackte Jugendzustände sich zunächst eine Fremdkörperhülle bauen, um dann späterhin durch Ausscheidung eigener Skelettbildungen die Gestalt irgend einer andern uns bekannten Tripyleenart anzunehmen. Auch bezüglich der Phaeodiniden gelangte ich zu dem Schlusse, »daß wir jedenfalls nicht allgemein sämtliche als Phaeodiniden bezeichneten Formen als Jugendzustände anderer Arten ansehen können«. Von vornherein werden wir allerdings annehmen dürfen, daß die skelettführenden Tripyleen in ihrer Entwicklung einen phaeodinidenartigen Zustand durchlaufen. Bei der Fortpflanzung durch Teilung wird diese Periode aber entweder ganz ausfallen, nämlich in den Fällen, wo mit dem Weichkörper auch die Skelettbildungen eine Halbierung erfahren, oder der Zustand wird unter Umständen von sehr kurzer Dauer sein, indem der aus dem mütterlichen Gehäuse nackt hervortretende Sprößling derartig hoch entwickelt ist, daß er, sobald er freigeworden ist, auch schon mit der Ausbildung eigener Skeletteile beginnt. Das dürfte die Regel sein, ist jedoch, wie wir sehen werden, nicht immer der Fall. Die Skelettbildungen werden, wie ich nachgewiesen habe, zunächst als häutige Gebilde angelegt, die dann weiterhin durch Einlagerung von Kieselsäure die spätere Festigkeit erhalten. Wo dagegen die Entwicklung ihren Ausgang von Gameten nimmt, können wir darauf rechnen, daß das heranwachsende Tier eine mehr oder minder lange Zeit aller Skelettbildungen entbehrt. Diese Periode wird namentlich in solchen Fällen, wo es sich um besonders große Formen handelt, nicht ganz kurz sein können, da das Individuum erst einmal die für die betreffende Art charakteristische Größe wenigstens annähernd erreicht haben muß.

In meiner Bearbeitung der Phaeodiniden der Plankton-Expedition (**1909 b**) vertrat ich bereits den Standpunkt, daß die von mir beschriebene *Phaeocolla pygmaea* (vgl. Textfigur 37 und 38, Seite 41) eine selbständige Art, nicht etwa ein Jugendstadium, sei.

Zu der gleichen Auffassung bekennt sich nun auch Mielck. Er wies (**1911**) die von mir im Labradorstrom festgestellte Form ebenfalls in der Nordsee nach und da ihm ein reichlicheres Material zur Verfügung stand als mir, so konnte er diese primitivste aller bekannten Tripyleenarten zum Gegenstand einer besonderen Abhandlung (**1912**) machen.

Die unverändert bei allen Individuen angetroffene gleich einfache Organisation, das Vorkommen von Teilungsprozessen und das Fehlen irgendwelcher Arten am selben Orte, als deren Jugendform *Phaeocolla pygmaea* anzusprechen wäre, alle diese Anzeichen deuten, wenn sie auch einzeln nicht als zwingende Beweise gelten dürften, doch in ihrer Gesamtheit auf die Selbständigkeit der betreffenden Form hin. Ich glaube nach allem, daß man die für die Phaeodinider aufgeworfene Frage in dem Sinne als gelöst betrachten darf: es gibt sog. nackte, eines eigenen Skelettes entbehrende Tripyleen, also echte Phaeodiniden im Sinne Haeckels.

Auf der andern Seite fehlt es aber auch nicht an Beobachtungen, die darauf hinzudeuten scheinen, daß phaeodinidenartige Formen als Jugendstadien dem Entwicklungszyklus anderer skelettragender Arten angehören.

So gewann ich schon bei meinen ersten, noch in Kiel (1891—1892) angestellten Untersuchungen über die Challengeriden der Plankton-Expedition die Vorstellung, daß zwischen gewissen kleinen, eigener Skelettbildungen entbehrenden Tripyleen und den Challengeriden Beziehungen bestehen, der Art, daß jene nur Entwicklungszustände der genannten skelettführenden Formen sind. Ich habe diesen Gegenstand bereits früher (**1911 b**, p. 427, Anm. 1) berührt. Das Vorkommen zweikapseliger Stadien unter diesen schalenlosen Zuständen erklärte ich damit, daß sich an dem freigewordenen Tripyleenkörper Teilungsvorgänge abspielen, ehe es zur Ausbildung eines neuen Skelettes kommt. Meiner Ansicht in dieser Frage gab ich damals in folgender Form Ausdruck: »Wegen der ähnlichen Größenverhältnisse und da ich häufiger in den gleichen Fängen leere Challengeriden-Schalen fand, glaube ich annehmen zu dürfen, daß die erwähnten kleinen nackten Phaeodarien nur die Weichkörper von Challengeriden sind, die ihr Gehäuse verlassen hatten. Die Fortpflanzung durch Teilung kann demnach, wie es scheint, auch außerhalb der Schale vor sich gehen. Ich denke mir, daß unter Umständen die Zentralkapsel mit dem Kalymma und dem Phaeodium den Hohlraum des Gehäuses durch den Schalenmund verläßt und der freigewordene Weichkörper sich halbiert. Jedes der beiden auf diese Weise entstandenen Individuen wird sich alsdann ein neues Skelett ausbilden. Junge Exemplare, bei denen die Schale erst eben angedeutet war, gelangten wiederholt zur Beobachtung.«

Auch bei Haecker (**1908**, p. 250) finden wir die Annahme derartiger außerhalb des Skelettohlraumes bei den Challengeriden sich abspielender Teilungsprozesse, die den vegetativen Vermehrungsmodus dieser Formen darstellen.

Mielck kam hinsichtlich der Fortpflanzungsvorgänge bei den Challengeriden zu einer meiner Auffassung entsprechenden Ansicht, mit dem Unterschiede allein, daß er caementelliden-ähnliche Organismen als Entwicklungsstadien dieser Arten ansieht. Mielck weist auf das Bestehen solcher Beziehungen kurz in seiner Arbeit über *Phaeocolla pygmaea* (**1912**, p. 144) hin

und gibt später (**1913**, p. 396, Anm. 1) genauer an, daß *Caementella loricata*[1]) in den Entwicklungszyklus der Challengeride *Protocystis xiphodon* hineingehöre. Mielck denkt sich die durch Teilung vor sich gehende Vermehrung der Challengeriden ganz ähnlich wie ich, nur, daß er, wie gesagt, die frei lebenden Stadien, die er »in lebhafter Teilung« fand, nicht als phaeodinidenähnlich, sondern — was für die ganze Frage im Grunde nicht wesentlich ist — als caementellidenartig beschreibt. Er spricht ohne weiteres von den »Caementelliden-Stadien von *Protocystis xiphodon*«.

In ähnlichem Sinne äußert sich auch Schröder (**1913**, p. 181ff.) insofern, als er ebenfalls geneigt ist, die von ihm beobachteten Caementelliden in Beziehung zu einer Challengeride, und zwar zu *Protocystis tridens,* zu bringen. »In den Größenverhältnissen von Kern, Zentralkapsel sowie des ganzen Körpers, in der Lage der Zentralkapsel und in der Größe der intrakapsulären Vacuolen stimmen die Formen so sehr mit den kleinen am gleichen Fundort vorkommenden Challengeriden überein, daß es nicht möglich wäre, die Weichkörper ohne die Skelette und Hüllen in den an der Fundstelle von Prof. Vanhöffen hergestellten Glyzerinpräparaten zu unterscheiden.« Nach Schröders Angabe hatte auch Vanhöffen schon die Ansicht geäußert, daß die in Rede stehenden Caementelliden zu dem Entwicklungskreis der Challengeriden gehörten.

Es ist von Interesse, zu sehen, wie in gleicher Weise von verschiedener Seite eine Zusammengehörigkeit jener kleinen skelettlosen oder mit kieseligen Fremdkörpern bedeckten Tripyleen gerade mit Challengeriden-Arten angenommen wird, obgleich ein unmittelbarer Nachweis für diese Beziehungen bisher nicht erbracht werden konnte[2]). Auch wird immer wieder auf die Teilungsprozesse hingewiesen, die sich an den außerhalb der Challengeridenschale angetroffenen Entwicklungszuständen abspielen.

Aber nicht allein zu Challengeriden, sondern ebenfalls zu bestimmten anderen Formen werden die Phaeodiniden in Beziehung gebracht. So kommt Haecker (l. c., p. 8 und 9) bezüglich seiner mit zwei Zentralkapseln ausgestatteten *Phaeocolla valdiviae* zu dem Schluß, daß es sich bei ihr um das skelettlose Jugendstadium einer dicystinen Aulacanthide handelt. »Ob speziell eine der größeren *Aulographis*-Arten oder die Gattungen *Auloceros* und *Aulokleptes* in Betracht kommen, darüber läßt sich an der Hand des vorliegenden Materials keine Vermutung aussprechen.« Unter den Gründen, die Haecker zugunsten seiner Ansicht anführt, steht an erster Stelle die Verschiedenheit der Größe, die die einzelnen Individuen in einem und demselben Fange zeigen, woraus Haecker schließt, »daß wir es mit einer im Wachstum und in der Entwicklung begriffenen Form zu tun haben«. Auch das Fehlen von Parapylen, beziehungsweise das Vorhandensein von Plasmahöfen an Stelle der Parapylen, wird von Haecker in dem Sinne gedeutet, daß die Zentralkapseln »noch in der Entwicklung begriffen sind«. Endlich soll die Anlage eines peripheren Nadelfilzes und der Aufenthalt der skelettlosen Formen in beträchtlicher Tiefe die Deutung derselben als Jugendstadien stützen.

---

[1]) Unter diesem Sammelnamen faßte ich zunächst provisorisch alle Caementelliden-Formen, unbekümmert um die Verschiedenheit ihrer Kieselauflagerungen, zusammen. Vgl. Textfigur 39 bis 42.

[2]) Mielck (**1913**, p. 396, Anm. 1) stellt das Erscheinen einer besonderen Abhandlung in Aussicht, in der er die zwischen *Caementella loricata* und *Protocystis* bestehenden Beziehungen näher darzulegen gedenkt.

Andererseits darf nun aber nicht unbeachtet bleiben, daß, wenigstens bei Caementelliden, zweifellos Fortpflanzungsvorgänge bestehen, die wir bei »Jugendzuständen« kaum erwarten dürften. Von den Zweiteilungsprozessen sprach ich soeben, außerdem kommt aber, wie ich nachgewiesen habe, ebenfalls Gametenbildung vor. Gerade bei *Caementella loricata* in der auch von Mielck beobachteten Form, d. h. mit einer im Wesentlichen aus Silicoflagellaten und Diatomeenpanzern bestehenden Fremdkörperhülle, beobachtete ich unverkennbar den Zerfall des primären Kernes, wie er die Schwärmerentwicklung einleitet (vgl. das vorige Kapitel sowie Taf. X, Fig. 9).

Sollten nun wirklich die Dinge so liegen, daß die erwähnten, eines Eigenskelettes entbehrenden Formen alle in den Lebenszyklus anderer Tripyleen, beispielsweise der Challengeriden, hineingehören, so müßten wir schon annehmen, daß diese Tripyleen in zwei alternierenden Generationen vorkommen, von denen die eine den Phaeodiniden- beziehungsweise Caementelliden-charakter hat, während die andere Generation den gewohnten Anblick der schalentragenden Challengeriden darbietet. Die ersteren Formen würden sich durch Teilung und Gametenbildung fortpflanzen, während für die beschalten Challengeriden bisher nur Teilungsprozesse bekannt geworden sind.

Mit dieser Annahme wären aber nur schwer gewisse andere Tatsachen in Einklang zu bringen. Ich erinnere dabei an meine in Neapel gemachten Beobachtungen. Dort fand ich *Caementella loricata* massenhaft im Plankton vertreten, aber keine Challengeride, zu der sie gehören konnte. Was an Tripyleen-Arten entsprechend reichlich vorkam, beschränkte sich auf eine einzige Form, auf *Aulacantha scolymantha*. So könnte man denn sehr wohl an Beziehungen zwischen diesen beiden Formen denken; es war immerhin mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die geschlechtlich durch Gameten erzeugte Generation, so lange sie noch eigener Skelettbildungen entbehrte, das Aussehen von Caementelliden hat. Ich habe schon damals die Frage einer Zusammengehörigkeit, die sich mir immer von neuem aufdrängte, erwogen, aber keinerlei Anhaltspunkte für diese Annahme gefunden[1]). Immerhin sei erwähnt, daß sich eine solche Annahme mit derjenigen Haeckers (l. c., p. 8 und 9) berühren würde, der seine *Phaeocolla valdiviae* als ein Entwicklungsstadium, und zwar als den Jugendzustand »einer dicystiden Aulacanthide« ansieht.

Überblicken wir die Gesamtheit des Für und Wider in dieser Frage, so meine ich auf das zurückkommen zu sollen, was ich bereits früher ausgeführt habe, daß es sich nämlich bei den Caementelliden, ebenso wenig wie bei den Phaeodiniden, um Formen einheitlicher Natur handelt, daß sich vielmehr unter ihnen einerseits besondere Arten befinden, die während ihres Lebens nie in den Besitz eigener Skelettausscheidungen gelangen, daß es andererseits aber auch ganz ähnlich gebaute Organismen gibt, die nur Jugendstadien anderer Arten darstellen.

[1]) Vgl. **1909 a**, Kapitel F.

Schlußbemerkungen zu den Fortpflanzungserscheinungen bei den Tripyleen.

Wir haben aus dem Vorstehenden ersehen, daß mit Bezug auf die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Tripyleen eine überraschende Mannigfaltigkeit der Erscheinungen festgestellt werden kann. Als etwas Besonderes dürfte es unter allen Umständen zu gelten haben, daß die Vermehrung bei einer und derselben Protozoenform auf einem fünffachen Wege vor sich geht, daß allein schon die im Zusammenhange mit der einfachen Durchteilung des Körpers sich vollziehende Halbierung des Kernes sich auf viererlei Art und Weise abspielen kann. Dabei stellt jede dieser Kernteilungsarten in ihrem Verlaufe einen abgeschlossenen, gesonderten Typ mit ganz spezifischen Merkmalen und Eigentümlichkeiten dar, für die uns zum Teil Parallelerscheinungen bei anderen Objekten gänzlich fehlen.

In welchem Umfange die an *Aulacantha* gewonnenen Resultate eine Verallgemeinerung innerhalb des Kreises der Tripyleen zulassen, müssen nunmehr weitere Untersuchungen an anderen Arten erweisen. Eine gewisse Verschiedenheit besteht beispielsweise hinsichtlich der Umstände, unter denen die Sprößlinge oder Fortpflanzungskörper bei den einzelnen Gruppen der skelettführenden Tripyleenformen frei werden.

Bei den vegetativen Prozessen der einfachen Teilung liegen die Dinge naturgemäß am mannigfaltigsten. Wo, wie bei den Aulacanthiden, das Skelett aus einzelnen isolierten Teilstücken besteht, wird es, wie wir bei *Aulacantha* sahen, in zwei Hälften zerlegt, deren jeder Teilsprößling eine erhält, während die fehlende andere Hälfte auf dem Wege der Neubildung ergänzt wird. Ganz ähnlich vollzieht sich der Vorgang bei den mit einer zweiklappigen Schale ausgestatteten Formen, also vor allem den Conchariden, bei denen für die Halbierung des Skelettes durch den Bau der Schale in vorzüglicher Weise vorgesorgt ist. Auch dort, wo die Kieselbildungen nicht teilbar sind, dafür aber eine besondere Schalenmündung ausgebildet ist, also bei Cannosphaeriden, Challengeriden, Medusettiden, Castanelliden, Circoporiden und Tuscaroriden, dürfte auf dem Wege der hier überall leicht durchführbaren Auswanderung des Schaleninhaltes das Freiwerden von Weichkörperteilen unschwer zu erreichen sein. Dabei ist zu bemerken, daß offenbar nicht immer nur der eine Sprößling nach erfolgter Zweiteilung auswandert, sondern, daß unter Umständen beide den Hohlraum verlassen, um jeder ein neues Skelett zu bilden. Ich glaube, daß dies, sowie außerdem gelegentlich auch noch eine Halbierung der Teilungsprodukte außerhalb des Schalenraumes, bei Challengeriden vorkommt, und zwar schließe ich dies aus der Häufigkeit leerer Challengeridengehäuse, die man dort, wo diese Formen zahlreich auftreten, zwischen den anderen, vollständigen Individuen zu finden pflegt, sowie aus den gleichzeitig beobachteten Mengen kleiner Tripyleen ohne eigene Skelettbildungen, die den Weichkörpern von Challengeriden äußerst ähnlich sehen und vielfach Teilungsvorgänge zeigten[1]).

Bei den Medusettiden, deren kleinere Formen ein Gehäuse von ähnlicher Gestalt wie die Challengeriden besitzen, ist die Schalenmündung, wie gesagt, die natürliche Austrittsstelle des jungen Sprößlings, der zur Bildung einer eigenen Kieselhülle schreitet. Weniger einfach gestalten sich die Dinge nur für diejenigen Arten unter ihnen, deren Schalenöffnung, wie bei-

[1]) Siehe voriges Kapitel. Hierzu auch Mielck (1913, p. 396, Text und Anm. 1).

spielsweise bei den Planktonetten, durch ein derbes Diaphragma (vgl. Fig. 12 auf Seite 14) verschlossen ist.

Daß einfache Teilungsprozesse auch hier vorkommen, läßt uns eine von Haecker (1908, Taf. LIX, Fig. 459) gegebene Abbildung erkennen. Offenbar wird das Freiwerden der nach außen tretenden Tochterkapsel in diesem Falle dadurch ermöglicht, daß das Diaphragma eine Resorption erfährt; die erwähnte Figur Haeckers zeigt dies Gebilde im Zustande der Neubildung. Aber auch in anderer Beziehung noch beansprucht der in Rede stehende Fund unser besonderes Interesse. Die ausgetretene Tochterkapsel hat sich ihrerseits bereits von neuem halbiert, so daß vor der Schalenmündung statt einer, zwei Zentralkapseln liegen, die sich durch ihr Aussehen deutlich als gleichaltrige, auf dem Wege der Teilung entstandene Paarlinge kenntlich machen.

Damit würde sich uns eine entsprechende Erscheinung darbieten, wie die oben erwähnte, von mir zu Anfang der neunziger Jahre bei Challengeriden geschilderte: nämlich eine Fortpflanzung durch Teilung außerhalb der Schale. Es kommt aber in dem von Haecker bei *Planktonetta* beobachteten Falle noch etwas anderes hinzu. Betrachten wir die Haeckersche Abbildung genauer, so sehen wir, daß die Kerne der beiden Enkelkapseln durcheinander geschlungene Chromatinfäden zeigen, im Gegensatz zu dem Kern der in der Schale gelegenen Zentralkapsel, der die für den Ruhezustand charakteristische Struktur aufweist. Haecker deutet das Bild dahin, daß im letzteren Falle schon das Schlußstadium des Teilungsprozesses erreicht ist, während die Kerne der Enkelkapseln sich noch in der Telophase der Teilung befinden. Ich möchte darauf hinweisen, daß man sehr wohl auch zu einer andern Auffassung gelangen kann. Bei *Aulacantha* machte ich die Beobachtung (siehe weiter oben, Seite 134), daß meistens im Anschluß an die Amitose die Tochterkerne in die Vorbereitung zur nächsten auf mitotischem Wege erfolgenden Kernteilung eintreten. Das eben könnte vielleicht auch hier der Fall sein.

Was endlich noch die Aulosphaeriden und die Sagosphaeriden betrifft, so dürfte das Maschenwerk der Gitterschale bei diesen Formen der nach der Teilung auswandernden einen Zentralkapsel meist keine erheblichen Schwierigkeiten bereiten. Nur bei Skelettbildungen, wie sie etwa die *Sagenoarium*-Arten besitzen, scheint es nicht leicht verständlich, wie die Zentralkapsel, ohne Zerstörungen anzurichten, aus ihrem ringsum geschlossenen, doppelwandigen, enggegitterten Käfig herausgelangen kann, es sei denn, daß sie selbst eine ganz besondere Fähigkeit der Formveränderung besitzt und den Kieselstäben eine ebenso große Elastizität eigen ist.

Viel leichter vollzieht sich im Allgemeinen des Freiwerden der Schwärmer; bei den Aulacanthiden auf einfache Weise dadurch, daß das Skelett aus einander fällt. Aber auch sonst bestehen meistens keine Schwierigkeiten, da die Gameten bei ihrer geringen Größe auch dort, wo die Schale keine besondere Mündung aufweist, überall Öffnungen zum Austritt vorfinden. Nur bei den diaphragmaführenden Medusettiden-Arten ist — falls bei ihnen auch Schwärmerbildung innerhalb des Schalenraumes erfolgt — den Schwärmern der Weg verlegt. Die bestehende Behinderung wird im gegebenen Falle vermutlich wiederum durch Rückbildung des Diaphragma beseitigt.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß mit dem Beginne der Gametenbildung ein Versinken der betreffenden Individuen in tiefere Wasserschichten erfolgt. Das ist deswegen anzunehmen, weil während der in Rede stehenden Vorgänge der hydrostatische Apparat, soweit er von Teilen des Weichkörpers gebildet wird, in Zerfall gerät. Immerhin glaube ich nicht, daß eine Wanderung innerhalb weiterer Grenzen aus diesen Vorgängen resultiert, denn einerseits ist eine gute Schwebfähigkeit bei den meisten dieser Organismen schon durch die Kieselbildungen gewährleistet, andererseits vollziehen sich die Prozesse auch wohl zu schnell, als daß inzwischen erheblichere Tiefen erreicht werden könnten. —

Es läge nahe, hier zum Schlusse noch einmal die Erscheinungen der Kernteilung und Kerndisintegration, wie sie sich uns bei den Tripyleen darbieten, einer allgemeineren Betrachtung zu unterziehen, vor Allem bedarf in dem Komplex der die Chromosomen betreffenden Fragen für die Radiolarien noch so manche weiterer Klärung[1]). Wenn ich darauf verzichte, an dieser Stelle den angedeuteten und anderen mit ihnen in engem Zusammenhange stehenden Problemen näher zu treten, so möchte ich vorerst auf meine früheren, auch die Beziehungen der Tripyleen zu den übrigen Radiolarien betreffenden Ausführungen verweisen (**1909 a**, p. 229—252). Dieses ganze Gebiet gedenke ich zum Gegenstand einer besonderen Abhandlung zu machen.

[1]) Vgl. hierzu auch P. Enriques **1919, 1921 a** und **b**.

Anhang.

Degenerationserscheinungen bei Tripyleen.

(Hierzu Tafel XI, Fig. 1—14.)

Der Bericht über meine Tripyleen-Forschungen würde unvollständig sein, wenn ich nicht auch noch gewisser Beobachtungen gedächte, zu denen mir meine Untersuchungen über den Bau und die Fortpflanzung dieser Radiolarien Gelegenheit boten.

Als ich mich in Neapel eingehend mit *Aulacantha scolymantha* beschäftigte und es mir gelang, die Vermehrungserscheinungen bei dieser Form in allen wichtigsten Punkten aufzuklären, begegneten mir eine Zeit lang gar nicht sehr selten in eigentümlicher Weise veränderte Individuen der genannten Tierform. Die Besonderheit, durch die sich die betreffenden Exemplare auszeichneten, bestand in dem Vorhandensein blasenartiger Bildungen von rundlicher oder ausgesprochen kugeliger Gestalt, deren die Zentralkapsel des Radiolars entweder eine oder mehrere umschloß.

War zur Fixierung des Materials Flemmingsche Flüssigkeit oder ein anderes osmiumhaltiges Gemisch verwendet worden, wie es im Anfang meiner Untersuchungen fast ausschließlich geschah, so fand man im Innern der erwähnten Blasen zahlreiche, durch die Wirkung der Osmiumsäure gebräunte oder schwarz gefärbte, kleine Kügelchen. Die Einschlüsse der Zentralkapsel gaben den betreffenden Stücken ein derartig charakteristisches Aussehen, daß sie bei der Auslese des im Übrigen ungefärbten Materials stets das Auge sofort auf sich lenkten. Derartige Zustände wurden von mir zuerst im Zoologischen Anzeiger (**1896**, Vol. 19, p. 311) beschrieben.

Einen wesentlich andern Anblick gewährten dagegen die mit Einschlüssen der erwähnten Art versehenen Aulacanthen, als ich späterhin wegen verschiedener Vorteile, die die Änderung der Fixierungsmethode bot, zur Anwendung eines Gemisches von Sublimatlösung und Eisessig sowie zur Vorfärbung des gesamten Materials in verdünntem Salzsäurekarmin überging. In diesem Falle hoben sich die Blasen als solche zwar meist recht deutlich von dem übrigen Inhalt der Zentralkapsel ab, es fehlten dann aber in ihrem Innern die vorerwähnten Kügelchen.

Schon das Verhalten der letzteren den verschiedenen Reagentien gegenüber, ließ keinen Zweifel daran bestehen, daß hier eine fettartige Substanz vorliegen müsse.

Wenngleich auch bei den mit Eisessig-Sublimat fixierten Tieren die Veränderungen des Körpers im Übrigen noch deutlich genug hervortraten, so daß es ein leichtes war, die mit den in Frage stehenden blasenartigen Bildungen behafteten Individuen unter der Menge der anderen herauszufinden, so wurden doch im Verlaufe der weiteren Untersuchungen nur noch wenige derartige Fälle beobachtet. Offenbar hatte gerade eine Periode reichlicheren Auftretens der blasenartigen Differenzierungen bestanden, die bald nach Beginn der Untersuchungen ihrem Ende entgegenging. Erwähnt sei, daß ich zu der Zeit, da die Funde noch zahlreicher waren, auch ein paar lebende Aulacanthen mit blasenartigen Einschlüssen zu Gesicht bekam. Wegen Mangels an geeignetem Material fehlte mir leider später die Möglichkeit, die ersten Beobachtungen am frischen Objekt noch zu ergänzen und zu untersuchen, ob sich innerhalb der Zeit, während der sich das Tier am Leben erhalten ließ, weitere Veränderungen irgendwelcher Art bemerkbar machen würden.

Anfangs hatte ich vorübergehend wohl geglaubt, daß es sich in unserm Falle um eine besondere, zur Schwärmerbildung in Beziehung stehende Form der Fortpflanzung, vielleicht auch um die Entstehung einer Art von Dauerzuständen handeln könne. Der Gedanke lag nicht allzu fern. Sobald ich aber zur genauern Untersuchung, namentlich an Schnittpräparaten, schritt, erkannte ich bald, daß sich diese Annahme nicht aufrecht erhalten ließ.

Die Betrachtung unseres Objektes in toto zeigt je nach der Zahl und der Lage der vorhandenen Blasen ein wechselndes Bild. In Fig. 1 der Tafel XI habe ich zunächst zum Vergleich die zentrale Körperpartie einer *Aulacantha* dargestellt, die keinerlei Veränderungen der erwähnten Art aufweist. Man sieht die Zentralkapsel mit dem großen bläschenförmigen Kern in ihrem Innern und einen Teil der die Zentralkapsel an der oralen Seite umhüllenden Phaeodiummassen. Von den hohlen, im Phaeodium zusammenlaufenden Radialstacheln sind nur die proximalen Abschnitte dargestellt; die im äußern Teile mit kleinen Zähnen besetzten Distalenden sind samt dem Mantel aus feinen, hohlen Tangentialnadeln sowie den protoplasmatischen Bestandteilen des Extrakapsulariums in der Zeichnung fortgelassen.

Die nächste Abbildung, Taf. XI, Fig. 2, gibt die entsprechenden Teile des Körpers eines andern Individuums wieder. In diesem Falle ist eine einzelne große Blase mit Fettkügelchen vorhanden, die zentral gelegen, die Stelle des Kernes in der Kapsel einnimmt.

Von Exemplaren mit mehreren Blasen habe ich in Fig. 3 der Tafel XI ein solches mit fünf derartigen Bildungen in der Zentralkapsel wiedergegeben. Die Blasen sind ziemlich regelmäßig verteilt und man bemerkt, wie unter ihrem Einfluß die äußere Hülle der Zentralkapsel stellenweise buckelartige Vorwölbungen erhalten hat.

Eine noch größere Anzahl von Einschlüssen der in Rede stehenden Art läßt die Zentralkapsel erkennen, die ich in Fig. 4, Taf. XI zur Darstellung gebracht habe. Hier zählt man nicht weniger als zwölf Blasen. Mit der Zunahme ihrer Zahl sehen wir eine Abnahme in der Größe Hand in Hand gehen, andererseits hat aber auch das Wachsen ihrer Menge eine Vergrößerung des Zentralkapselumfanges im Gefolge.

Aus der Reihe der anderen Funde solcher Art seien hier noch die bereits erwähnten lebend beobachteten Aulacanthen erwähnt. In dem einen Falle war eine große zentrale Blase

vorhanden, das andere Exemplar wies deren zwei auf. Das letztere Stück war dadurch interessant, daß die Veränderungen augenscheinlich an einer in Vorbereitung zur Teilung begriffenen *Aulacantha* eingetreten waren. Die beiden Blasen lagen an der Stelle der beiden, nur durch einen schmalen Spalt getrennten, durch direkte Teilung des Mutterkernes entstandenen Tochterkerne und hatten die Größe und Gestalt der letzteren. Ich verweise dabei auf Taf. VII, Fig. 1 (links gelegene Zentralkapsel) und Figur 2 der gleichen Tafel, wo die normalen Verhältnisse wiedergegeben sind. Leider ging mir das Individuum mit den zwei die Stelle des Kernes einnehmenden Blasen durch einen unglücklichen Zufall verloren, ehe ich es genauer hatte untersuchen können.

Ich habe mich im Vorstehenden auf die Schilderung einiger spezieller Fälle beschränkt und muß ergänzend noch erwähnen, daß die Menge der Blasen eine durchaus wechselnde ist, daß auch alle möglichen Zwischenzahlen angetroffen werden, sowie, daß ich gelegentlich noch weit mehr als zwölf Blasen in einer Zentralkapsel beobachtet habe.

Was nun die im Innern der Blasen sich findenden Fettkügelchen betrifft, so ist zu bemerken, daß man dieselben in einer einfachen peripheren Schicht angeordnet sieht, die eine Kugelschale nahe der Blasenwandung bildet. Meist liegen die einzelnen Teilchen nicht derartig dicht gedrängt, daß sie sich berühren, sondern sie sind durch Zwischenräume von einander getrennt. Die einzelnen Fettkügelchen erscheinen dann infolge einer gewissen Ungleichmäßigkeit der Verteilung nicht selten hier und da zu irregulären Gruppen zusammengelagert.

Das eben Gesagte gilt jedoch in erster Linie für größere Blasen; in kleineren Blasen finden sich die Fettkügelchen oft so eng bei einander, daß sie, unter Aufgabe ihrer peripheren Lagerung, den innern Hohlraum fast vollständig erfüllen, und sie selbst vielfach durch die gegenseitige Berührung und Abflachung eine unregelmäßige polyedrische Gestalt angenommen haben. In einem Falle fand ich sogar — allerdings nicht bei einer *Aulacantha*, sondern bei der Zentralkapsel einer Caementellide — statt der Blasen mit einzelnen Kügelchen drei einheitliche große Öl- oder Fetttropfen vor: eine auffallend umfangreiche und zwei von ihr getrennt im Endoplasma liegende kleinere Kugeln. Ein anderes Mal sah ich, wiederum bei *Aulacantha*, die Fettmasse zwar auf eine periphere Schicht im Innern der Blase beschränkt, aber die einzelnen Teilchen waren hier so dicht gelagert, daß sie, sich gegenseitig abflachend, eine mehr oder minder zusammenhängende Masse bildeten. Ich habe diesen Fall in meinem ersten ausführlichen Bericht über fettige Degeneration bei Tripyleen (**1909 d**, Taf. I, Fig. 14) zur Darstellung gebracht.

Für gewöhnlich, d. h. in allen den Fällen, wo die einzelnen Fetteilchen eine isolierte Lage haben, sind sie von runder oder ein wenig länglicher Gestalt, seltener besitzen sie eine unregelmäßige, mehr eckige Form. Unter solchen Umständen sieht es auch manchmal so aus, als ob sie sich aus mehreren kleineren zusammengeballt hätten. Die Größe der Fettkügelchen ist nicht nur bei den einzelnen Individuen verschieden, auch in derselben Blase liegen größere und kleinere neben- und durcheinander. Wenn auch oftmals die größeren Blasen gleichzeitig die größeren Fettkügelchen enthalten, so trifft dies doch nicht ausnahmslos zu und nicht selten findet man gerade in kleineren Blasen besonders große Fettkügelchen. Meistens schwankte

der Durchmesser der größeren Kügelchen in den einzelnen Blasen zwischen 6 und 10 oder auch zwischen 10 und 15 μ. Die größten bei *Aulacantha* von mir gemessenen Fettkügelchen besaßen einen Durchmesser von 25 μ, die kleinsten hatten das Aussehen minimaler Körnchen.

An frischem Material erscheinen die Fettkügelchen hell und stark lichtbrechend. Der Grad der Schwärzung, die die Kügelchen durch Osmiumsäure erleiden, zeigt gewisse Unterschiede. Ich sah solche, die pechschwarz erschienen, fand in anderen Fällen aber nur eine Bräunung der Masse, wobei auch noch wieder in weiteren Grenzen Abstufungen in der Intensität der Tönung beobachtet wurden. Wenn man den Grund für diese Verschiedenheit nicht in einer nicht immer gleich langen Einwirkungsdauer der Fixierungsflüssigkeit suchen will, so wird man wohl als Ursache eine wechselnde Beschaffenheit der Fettsubstanz selbst annehmen müssen.

In einzelnen Fällen sah ich an der Oberfläche der Fettkügelchen eine dunkle Hüllschicht differenziert, die durch eine hellere Zone von der zentralen Hauptmasse getrennt war, doch handelte es sich, wie die weiteren Untersuchungen zeigten, nicht etwa um eine eigentliche Membran oder um eine Überkleidung der Fettkügelchen mit einer Protoplasmaschicht. Manchmal auch waren die Fettkügelchen von mehr oder minder reichlichen Vacuolen durchsetzt. Augenscheinlich hat man es bei dieser Gelegenheit mit kleinen von der Fettsubstanz umschlossenen Flüssigkeitströpfchen zu tun.

Wenngleich es bei den hier geschilderten Erscheinungen als Regel gilt, daß das Fett in blasenartigen Hohlräumen zusammengelagert und so auf einzelne Stellen im Innern der Zentralkapsel beschränkt ist, so sah ich andererseits doch einmal auch eine mehr diffuse Verteilung des Fettes. Außerhalb der in geringer Zahl vorhandenen, mit Fettkügelchen erfüllten Blasen fand ich diese Substanz auch noch in Gestalt minimaler Körnchen frei, unregelmäßige Ansammlungen bildend, durch das Endoplasma verteilt. Es mag sein, daß es sich in solchen Fällen um die Entstehung neuer Blasen handelt, für deren Fettkügelchen man eine Bildung durch Vereinigung mehr oder minder zahlreicher kleiner Körnchen annehmen könnte.

Die weitere Frage, ob das Fett an ein Substrat gebunden ist, etwa wie es bei den Elaioplasten der Pflanzen, oder, um ein näher liegendes Beispiel zu wählen, bei der Ölkugel der Sphaerozoëen der Fall ist, läßt sich dahin entscheiden, daß irgendeine Grundsubstanz, die dem Fette als Unterlage diente, nicht nachweisbar ist. Bei dem Alkoholmaterial, das mit Eisessigsublimat fixiert war, vermißt man die Fetteinschlüsse gänzlich, sie sind in Lösung geraten, ohne dabei irgendwelche Restsubstanzen zurückzulassen. So findet man denn bei derartig behandelten Individuen jeweils nur eine oder auch mehrere blasenartige Bildungen im Innern der Zentralkapsel, die geformte Einschlüsse vollkommen vermissen lassen.

Überraschen muß es übrigens, daß unter dem umfangreichen Tripyleenmaterial der Plankton-Expedition, das durch meine Hände gegangen ist, mir nicht ein einziges Exemplar zu Gesicht kam, das Veränderungen der in Rede stehenden Art gezeigt hätte.

Was nun die weiteren Einzelheiten, vor allen Dingen das Verhalten des Kernes und des Protoplasmas betrifft, so will ich bei der Schilderung der Veränderungen, denen der Weichkörper von *Aulacantha* durch das Auftreten der blasenartigen Bildungen unterliegt, von einem Falle ausgehen, der die ursprünglichen Verhältnisse des Baues der Zentralkapsel noch relativ

wenig beeinträchtigt zeigt. Auf einen derartigen einfachen Fall beziehen sich Figur 5 und 6 der Tafel XI. Erstere gibt die Totalansicht einer Zentralkapsel mit einer einzelnen, im oralen Teile gelegenen, aus der Richtung der Hauptachse seitlich verlagerten Blase wieder. Infolge ihrer Auflösung durch die angewandten Reagentien fehlen hier die Fettkügelchen. Figur 6 zeigt einen Schnitt durch eine in ganz ähnlicher Weise veränderte Zentralkapsel. Die Schnittrichtung wurde so gewählt, daß sie gleichzeitig durch die Mitte des Kernes und der in der Zeichnung oberhalb desselben sichtbaren Blase ging. Bei diesem, mit Osmiumsäure fixierten Exemplar sind dagegen die Fetteilchen erhalten geblieben.

Wir sehen, wie der Kern durch das Auftreten der Blase eine Einbuchtung erlitten hat, er hat die Form eines eingedrückten Gummiballes angenommen und in der schüsselartigen Vertiefung liegt, durch eine Protoplasmaschicht von der Kernwandung getrennt, die Blase mit den Fetteinschlüssen. Auf der entgegengesetzten Seite schieben sich ebenfalls Protoplasmamassen zwischen Kapselmembran und Blasenwand ein, so daß letztere rings vom Endoplasma umschlossen ist.

Der Kern zeigt, abgesehen von der Formveränderung, noch das charakteristische Aussehen des Ruhezustandes: radiär gerichtete Chromatinzüge, die von einer dichteren und feiner verteilten Masse im Zentrum auslaufen (vgl. hierzu Taf. I, Fig. 1). Die Kernmembran ist wie sonst als feines Häutchen sichtbar. Auch das Endoplasma läßt noch keine wesentlichen Veränderungen erkennen. In der Umgebung der Blase erscheint es etwas dichter, die Alveolen sind in diesem ganzen Teil von geringerer Größe als auf der der Blase abgewandten Außenseite des Kernes. Dort bemerkt man große, eng gelagerte Alveolen, die — wohl unter der Einwirkung des Fixierungsmittels — stellenweise zu ausgedehnteren Spalträumen zusammengeflossen sind. Die das Endoplasma umschließende Kapselmembran weist die gewöhnliche Stärke auf und auch die Öffnungen, von denen die Astropyle in Figur 5 am oralen Pole sichtbar ist, zeigen keinerlei Unterschiede in ihrem Aussehen gegen sonst. Außer dem Vorhandensein der Fettblase und der dadurch bedingten Deformierung des Kernes lassen sich also keinerlei wichtigere Veränderungen in der Struktur der Zentralkapsel konstatieren.

Bezüglich der Blase selbst ist noch zu bemerken, daß sie gegen das umgebende Protoplasma durch eine derbe, sich mit den verschiedensten Farbstoffen intensiv färbende Membran abgeschlossen ist. Von protoplasmatischen Bestandteilen ist im Innern der Blase nichts zu entdecken.

Ähnliche Verhältnisse treffen wir bei dem Individuum, dem der in Figur 7 abgebildete Schnitt entstammt, nur, daß die Zentralkapsel dieser *Aulacantha* zwei Fettblasen statt einer enthält. Sie finden sich ungefähr in der Äquatorialebene, ein wenig nach der aboralen Hälfte verlagert, einander gegenüber, die eine auf der einen, die andere auf der andern Seite des Kernes. Wir sehen auch hier wieder in der nächsten Umgebung der Blasen eine Schicht von alveolenfreiem Protoplasma, das in dem gefärbten Präparat eine leichte Aufhellung im Vergleich mit der Hauptmasse des Endoplasmas erkennen läßt. Die beiden Blasen selbst sind kleiner als in dem vorigen Falle und die sie äußerlich abschließende Membran ist feiner als dort; dafür sind sie aber um so dichter mit Fettkügelchen erfüllt.

Der Kern der *Aulacantha* hat hier ebenfalls eine Gestaltsveränderung erfahren, er ist abgeflacht und zeigt an der Stelle, wo die beiden Blasen liegen, eine durch den zweiseitigen Druck hervorgerufene starke Einschnürung. Die Struktur ist, soweit sie nicht durch die Deformierung beeinträchtigt ist, noch die gleiche, wie man sie an dem ruhenden *Aulacantha*-Kerne anzutreffen gewohnt ist. Der abgebildete Schnitt gibt außerdem aber auch noch Auskunft über den Zustand der Öffnungen; die Astropyle ist noch unversehrt, ebenso die beiden Parapylen, von denen die eine am rechten untern Rande der Figur sichtbar ist. Auch die strahlige Anordnung der Protoplasmateilchen in der Umgebung des Bulbus der Nebenöffnung tritt recht deutlich in die Erscheinung.

Wesentlich anders liegen die Dinge in dem Falle, der in Figur 8 zur Darstellung gebracht ist. Die Blasen sind klein, aber in beträchtlicher Zahl vorhanden. Auf einzelne Strecken hin ist das Endoplasma zwar frei von solchen Bildungen, an anderen Stellen liegen die Blasen dagegen in so dichter Menge beisammen, daß sie sich teils berühren, teils nur durch dünne Schichten von Protoplasma von einander getrennt erscheinen. Von dem Kern sind nur noch Überbleibsel vorhanden. Er bietet das Bild einer großen Alveole, in deren Innerm man spärliche Mengen einer krümelig-faserigen Masse erblickt. Der auch jetzt noch erhaltenen Membran angelagert, gewahrt man in einigen wenigen Schnitten noch ein kleines, etwas dichteres Kügelchen, augenscheinlich Reste der ursprünglich so reichlich vorhandenen chromatischen Substanz, allein, alle diese Überbleibsel des Kernes lassen in ihrer Struktur, und vor allem in ihrem Verhalten Farbstoffen gegenüber, deutliche Anzeichen des Zerfalls erkennen.

Das Gleiche gilt auch von den Massen des Endoplasmas. Hier und da hat es noch ein etwas dichteres Gefüge, dazwischen sieht man aber größere und kleinere, zum Teil sogar recht ausgedehnte Inseln, wo es stark aufgelockert und zu einer mehr körnig erscheinenden Materie umgewandelt ist. Ebenso sind auch die Kapselöffnungen bis auf kaum noch bemerkbare Reste zerfallen.

Wo die Entartung noch weiter fortgeschritten ist, findet man vom Kern überhaupt nichts mehr vor. So ist beispielsweise bei dem Exemplar, aus dessen Zentralkapsel Figur 9 unserer Tafel XI einen medianen Schnitt wiedergibt, der Kern spurlos untergegangen. Es sind hier im ganzen sechs größere Blasen entwickelt; von ihnen sind auf dem dargestellten Schnitt vier sichtbar, jede derselben ist von einer kräftigen Membran umschlossen. Es ist auch nur noch ganz weniges und stark in Zerfall begriffenes Protoplasma vorhanden, das die Zwischenräume zwischen den Blasen notdürftig ausfüllt. Von den Öffnungen ist jetzt keine Spur mehr übrig und die Membran der Zentralkapsel erscheint als ein weiter, schlaffer Sack, der allein noch das Auseinanderfallen der Teile verhindert. —

Ich habe bisher ausführlicher nur von denjenigen Fällen gesprochen, in denen die blasenartigen Gebilde außerhalb des Kernes, im Endoplasma, auftreten. Wie ich schon bemerkte, kann aber auch der Kern selbst, und zwar in seiner vollen Größe, in gleicher Art verändert werden. Ich verweise in dieser Beziehung auf die bereits erwähnte Figur 2, Tafel XI, die an Stelle des Kernes eine mächtige Blase mit Fettkügelchen in ihrem Innern zeigt.

Untersuchen wir im letzteren Falle die Verhältnisse des feineren Baues genauer, so gewahren wir hier hinsichtlich der Beschaffenheit der Blase, bzw. ihres Inhaltes, gewisse Unter-

schiede gegenüber den vorstehend geschilderten Fällen. Dort fanden wir die Blase von einer mehr oder minder dicken Wandung umschlossen, im Innern aber nur Fettkügelchen, dagegen keine protoplasmatischen Bestandteile. Soweit der Hohlraum nicht durch die Fetteilchen beansprucht wird, ist er bei dem lebenden Tier offenbar von einer wässerigen Flüssigkeit erfüllt; an den Schnittpräparaten ist das Lumen vollkommen frei, man sieht keinerlei Gerinnselbildungen oder Niederschläge irgendwelcher Art. — Wo die Blase die Stelle des Kernes einnimmt, treffen wir in ihrem Innern dagegen außer den Fettkügelchen wenigstens geringe Quantitäten protoplasmatischer Substanz an; es sind noch gewisse Überbleibsel des zugrunde gegangenen Kernes vorhanden. Sie erscheinen in Gestalt eines kleinen kugeligen Restkörpers, der noch etwas stärker färbbar und, in eine minimale Plasmamenge eingebettet, sich irgendwo der innern Blasenwandung angelagert findet. Ich habe derartige Kernreste überall bei den mit Eisessigsublimat fixierten Individuen beobachtet. Wenn die Fetteilchen gelöst waren, vermochte man bei den in Rede stehenden Zuständen, sowohl an Totalpräparaten wie an Schnitten, stets mit Leichtigkeit die kleine wandständige Kugel zu erkennen. Man sieht sie in den Figuren 12 und 13, von denen die letztere eine ganze Zentralkapsel zeigt, während erstere einen Schnitt wiedergibt. Wo Flemmingsche Flüssigkeit angewandt worden war, konnte unter den dunklen Fettkügelchen das erwähnte Gebilde wohl der Beobachtung entgehen.

Daß es sich hierbei wirklich um nichts anderes als um Restteile der Kernsubstanzen handelt, steht außer Frage; man findet ganz gleiche Gebilde auch bei dem Zerfall des Kernes in denjenigen Fällen, wo sich diese Erscheinung unter dem Einfluß der im Endoplasma auftretenden Fettblasen vollzieht. Ich mache dabei auf Fig. 8 aufmerksam, die innerhalb des in der Auflösung schon weit fortgeschrittenen Kernes, der Membran ganz nahe liegend, ebenfalls ein Kügelchen der geschilderten Art aufweist. Bei diesem Exemplar waren noch auf ein paar anderen Schnitten solche Restkörperchen anzutreffen, sie waren zum Teil durch Alveolen aufgelockert, hatten aber immer eine periphere Lage. Wo bei Schwund des Kernes ein kleines Quantum Protoplasma zurückgeblieben ist, das den Restkörper umgibt, läßt dieses an seiner etwas erhöhten Färbbarkeit erkennen, daß es auch wohl noch Spuren chromatischer Substanz enthält.

Zu der erwähnten Erscheinung, daß bei Umwandlung des Kernes in eine Fettblase die letztere außer den Fettkügelchen auch noch gewisse Überbleibsel der Kernsubstanzen umschließt, kommt eine andere Besonderheit dieser Zustände hinzu: die Blase ist in solchen Fällen nicht von einer einfachen, sondern von einer doppelten Membran umgeben. Diese Strukturverhältnisse treten schon an den Totalpräparaten zu Tage, sind jedoch mit größerer Deutlichkeit an Schnitten zu beobachten; die hier meist bestehenden erheblichen Schrumpfungen tragen nur dazu bei, die Sachlage noch klarer zu machen.

Betrachten wir beispielsweise Fig. 10, die einen derartigen Schnitt darstellt, so sehen wir im Mittelpunkt des Bildes die Blase mit ihren zahlreichen, großen und kleinen Fettkügelchen. Ihre Wandung wird von einer kräftigen Membran gebildet. In einigem Abstand folgt nach außen zu eine zweite stark tingierbare Hülle, die viel derber als die ersterwähnte Blasenwandung ist. Diese Verhältnisse erklären sich aus den besonderen Entstehungsbedingungen. Offenbar haben wir in der innern Schicht die Kernmembran vor uns. Sie ist hier dicker

als sonst, wozu jedoch der Zustand stärkerer Kontraktion zum Teil mit beitragen mag. Die äußere Schicht entspricht der Blasenwandung, wie wir sie in den weiter oben geschilderten Fällen antrafen. Wie dort, so ist sie auch hier ein Produkt des umgebenden Protoplasmas.

Zwischen den beiden Wandungen fand ich, und zwar sowohl bei Exemplaren, die mit Eisessigsublimat fixiert waren, als auch nach Anwendung Flemmingscher Flüssigkeit, einen oder ein paar glasartig klare, stark lichtbrechende Körperchen von rundlicher oder länglicher, gekrümmter Gestalt. In ihrem Innern konnte man gelegentlich eine Art von Schichtung oder ein verdichtetes Zentrum bemerken. Ich habe ein paar Gebilde dieser Art in meiner früheren Publikation (l. c., Taf. I, Fig. 9 und 11) zur Darstellung gebracht. Wo die beiden Hüllschichten der Blase dicht zusammenlagen, war die innere feinere Membran unter der Wirkung dieser Einschlüsse deutlich vorgewölbt. Es wird sich bei diesen Körpern vermutlich um irgendwelche geformte Umwandlungsprodukte der zugrunde gegangenen Substanzen handeln und man möchte vielleicht an Bildungen denken, die in gewisser Hinsicht den Glanzkörpern von *Pelomyxa* vergleichbar wären. Sie können jedoch nicht mit den vorhin erwähnten Kernresten in nähere Beziehung gebracht werden; sowohl durch ihr Aussehen, als auch durch ihre Lage zwischen den Blasenhüllen dokumentieren sie sich als etwas Besonderes.

Mit dem Schwunde des Kernes geht aber auch in diesen Fällen ein Zerfall des Endoplasmas Hand in Hand. Die Erscheinungen der Auflösung sind schon an Totalpräparaten zu erkennen, so beispielsweise bei Fig. 2. Man sieht, wie stellenweise das Protoplasma eine durchsichtigere Beschaffenheit angenommen hat; in den dichteren Massen bemerkt man Flecken von hellerem, lockererem Aussehen, gleichzeitig gewährt die Kapselmembran einen schlaffen und gefältelten Anblick.

Noch deutlicher im Einzelnen treten die Anzeichen der Entartung an Schnittpräparaten zu Tage. Ich verweise hierbei auf die schon erwähnte Fig. 10, wo allerdings der Auflösungsprozeß noch etwas weiter als bei dem in Fig. 2 dargestellten Exemplar fortgeschritten ist. Die Substanz des Endoplasmas ist stark aufgelockert, seine Menge außerdem bereits so weit geschwunden, daß es zwischen den zahllosen großen Alveolen nur noch Wände von relativ geringer Dicke bildet und an den konservierten Individuen weite Lücken zwischen den kontrahierten Plasmamassen und der umgebenden Kapselmembran klaffen. Auch die feinere Struktur des Endoplasmas erscheint auffallend verändert, es sieht grob, fast körnig aus. Natürlich werden bei diesen Veränderungen ebenfalls die Kapselöffnungen in Mitleidenschaft gezogen; die charakteristischen Differenzierungen am oralen Pol und an der aboralen Kapselhälfte schwinden sehr bald mit dem Fortschreiten der Zerfallsvorgänge.

Im weiteren Verlaufe der Erscheinungen sehen wir nun die Plasmamenge immer mehr zurückgehen und gleichzeitig bemerken wir, wie auch die Kapselmembran in Auflösung gerät. Ein derartiger späterer Zustand ist in dem Schnittbilde Fig. 12 wiedergegeben. Von dem Endoplasma ist in diesem Falle nur noch ein spärlicher Rest übrig, der eine dünne, nur an einzelnen Stellen gelinde Verdickungen und unregelmäßige Fortsätze aufweisende Hüllschicht an der Oberfläche der Blase darstellt; statt der derben, doppelt konturierten Kapselmembran bildet ein feines, kaum wahrnehmbares Häutchen die äußere Überkleidung der Protoplasma-

masse. Schließlich schwinden aber auch noch diese letzten Überbleibsel und dann liegt die doppelwandige Fettblase frei im Innern des Skelettraumes der *Aulacantha*. Derartige Zustände finden sich in Fig. 11 und 13 wiedergegeben. Das erstere Bild zeigt eine isolierte Blase, die von einem mit Osmiumsäure behandelten Individuum herrührt. Die innere Hüllschicht, die die geschwärzten Fettkügelchen umschließt, hat sich zu einer etwas kleineren Kugel kontrahiert. In Fig. 13 haben wir eine andere von einem mit Eisessigsublimat fixierten Exemplar stammende Blase mit den umgebenden Phaeodiummassen vor uns. Die Fettkügelchen im Innern sind verschwunden, die beiden Blasenwandungen liegen fest zusammen. —

Es war bisher nur von Veränderungen die Rede, die sich an den Bestandteilen der Zentralkapsel vollziehen; ich habe nun noch zu erwähnen, daß auch das Ektoplasma nicht verschont bleibt und daß sich an diesem ganz ähnliche Umwandlungen beobachten lassen, wie ich sie für das Endoplasma und den Kern beschrieb. Auch im Ektoplasma zeigen sich gelegentlich Blasen mit Fettkügelchen. Bei der Betrachtung des ganzen Tieres entgehen sie allerdings sehr leicht der Beobachtung; zwischen den dichten und oft recht dunklen Massen des Phaeodiums fallen sie selbst bei Schwärzung ihres Inhalts durch Osmiumsäure nicht sonderlich auf.

Man könnte vielleicht zu der Annahme kommen, daß das Erscheinen derartiger Gebilde außerhalb der Zentralkapsel ein besonders fortgeschrittenes Stadium des ganzen Prozesses charakterisiert, daß also ein solcher Zustand sich erst dann zeigt, wenn die Blasenbildung im Innern der Zentralkapsel ihren Höhepunkt erreicht hat. Das ist jedoch keineswegs richtig. Zwar habe ich Fettblasen im Ektoplasma immer nur dann beobachtet, wenn auch in der Zentralkapsel solche vorhanden waren, ich fand sie aber ebensowohl bei Individuen, die nur eine Blase im Endoplasma aufwiesen, als auch dort, wo das den Kern umgebende Protoplasma dicht mit Blasen durchsetzt war. Einen Fall der letzteren Art bringt Fig. 8 zur Anschauung. Der dargestellte Schnitt läßt zwischen den Massen des Phaeodiums fünf Blasen mit Fettkügelchen erkennen. Sollte ich ein Beispiel dafür anführen, daß der Zentralkapselinhalt noch sehr wenig verändert war, so brauchte ich nur auf das Exemplar zu verweisen, dem der in Fig. 6 im Bilde wiedergegebene Schnitt entstammt. Das betreffende Stück zeigt nur eine einzige Blase im Endoplasma, besitzt außerdem jedoch noch mehrere in dem, in der Zeichnung allerdings fortgelassenen, Extrakapsularium. Immerhin war es unter den mit Fettblasen versehenen Tieren nur der kleinere Teil, der solche auch im Ektoplasma aufwies, in der Mehrzahl der beobachteten Fälle waren sie eben auf die Zentralkapsel beschränkt.

Was den Bau der extrakapsularen Fettblasen betrifft, so ist das sich darbietende Bild hier im Wesentlichen das gleiche wie bei den im Endoplasma anzutreffenden Gebilden dieser Art. Auch im vorliegenden Falle sehen wir die Dicke der die Blase umschließenden Membran je nach dem Grad der Ausbildung innerhalb gewisser Grenzen variieren. Nur in einem Falle bemerkte ich, daß außer den Fettkügelchen, die den Inhalt der Blase bildeten, auch noch ein dicker Wandbelag aus einer homogen erscheinenden, sich mit Eosin gut färbenden Substanz vorhanden war. In diese waren die Fettkügelchen eingebettet. Ich habe eine einzelne solche Blase mit den dieselbe umgebenden Phaeodellen in Fig. 14 bei etwas stärkerer Vergrößerung zur Darstellung gebracht.

Die Struktur der Fettkügelchen selbst ist überall dieselbe, mögen sie sich nun an Stelle des Kernes im Endo- oder im Ektoplasma finden. Auch im letzteren Falle ist ein besonderes Substrat, an das das Fett gebunden wäre, nicht vorhanden. Die Anwendung fettlösender Reagentien bringt hier wie dort die Fettansammlungen restlos zum Verschwinden.

* * *

Es erhebt sich nunmehr die Frage, welche Deutung die geschilderten Veränderungen des Tripyleenkörpers erfahren müssen. Da glaube ich nicht, daß noch Zweifel über die Natur der Erscheinung bestehen kann.

Vielleicht möchte man zunächst daran denken, daß die Umwandlung des Kernes in eine Fettblase mit der Bildung einer Art von Dauerzustand in Beziehung zu bringen sei. Man brauchte nur anzunehmen, daß der kleine kugelige, von Protoplasma umgebene Kernrest ein funktionsfähiger Nukleus bleibt, daß die Fettkügelchen Reservestoffe darstellen oder aber auch einen Schwebeapparat bilden, der es der über kurz oder lang aus dem zerfallenden Skelett freiwerdenden Blase ermöglicht, besser als es bei dem vollständigen Tiere vielleicht der Fall sein würde, mit Hilfe der Strömungen die Art über weite Gebiete hin zu verbreiten. Allein, diese Möglichkeit könnte ernstlich doch nur in Frage kommen, wenn ausschließlich eine Umwandlung des Kernes, bzw. eines Teiles des Kernes, in Fett zu beobachten wäre. Die Tatsache, daß sich ganz entsprechende Veränderungen auch am Endoplasma vollziehen, wobei der Kern dann völlig zugrunde geht, und daß selbst das Ektoplasma in solcher Weise verändert werden kann, muß uns die Vorgänge in anderm Lichte erscheinen lassen. Aus denselben Gründen werden wir, wenn wir eben die Gesamtheit der Erscheinungen ins Auge fassen, auch von der Annahme absehen müssen, daß es sich bei der Bildung der Fettkügelchen um einen ähnlichen Vorgang wie bei der Schwärmerentwicklung der koloniebildenden Radiolarien handle, wo den entstehenden Gameten kleine Portionen von Fett mit auf den Weg gegeben werden.

Alles in allem betrachtet, können wir nur zu der einen Deutung kommen, daß die geschilderten Vorgänge als **Erscheinungen der Degeneration** aufzufassen sind. Ich habe diese Ansicht bereits in meiner ersten Mitteilung über meine Untersuchungen an *Aulacantha* (**1896a**) zum Ausdruck gebracht, in der ich in aller Kürze auch auf die hier beschriebenen Zustände zu sprechen kam.

Die fettige Entartung des Zellplasmas ist ja eine wohlbekannte Erscheinung, die unter den verschiedenartigsten Umständen, bald als physiologischer, bald als pathologischer Prozeß auftritt. Ich erinnere an die Vorgänge bei der Milchsekretion, »wo die Epithelien der Milchdrüse ihr verfallen«[1]), an die Vorgänge fettiger Degeneration, die bei Säugern zur Zeit der Schwangerschaft in den dem Keim zunächst liegenden Schichten Platz greifen und mit der Ernährung des Embryo im Zusammenhange stehen[2]), an die fettige Entartung, wie sie am

[1]) Vgl. Birch-Hirschfeld (**1889**, p. 44). — Die Ansichten über die histologischen und chemischen Prozesse bei der Milchbildung sind bekanntermaßen noch durchaus geteilt. Im Zusammenhange mit den uns hier beschäftigenden Vorgängen mag eine Angabe von Steinhaus von Interesse sein, der bei der Laktation eine lebhafte Teilung der Zellkerne und eine Umwandlung der Kernsubstanz in Fett annimmt (Luciani **1906**, p. 477).

[2]) Nach den Untersuchungen von Kolster (**1903**) an der Maus.

Follikelepithel bei Rückbildung von Eiern auftritt. Von pathologischen Erscheinungen sei die Verfettung der Herzmuskulatur, des Nierenepithels und der Leberzellen (Phosphorleber) erwähnt.

Während in der Regel bei der fettigen Degeneration das Fett in Gestalt minimaler Körnchen in den Zellen erscheint, und nur in seltenen Fällen größere, leicht zusammenfließende Tropfen beobachtet werden, ist bei *Aulacantha* die feine, staubartige Verteilung des Fettes im Plasma gelegentlich der in Rede stehenden Entartungsprozesse eine seltene Erscheinung, die nur ein einziges Mal bemerkt wurde. Gewöhnlich trifft man die Hauptmasse in Form größerer Kügelchen an, ja, bei einer Caementellide fand ich, wie oben erwähnt, ausschließlich ein paar mächtige Fettkugeln im Endoplasma der Zentralkapsel vor.

Als Besonderheit der bei *Aulacantha* beobachteten Verhältnisse ist vor allem aber das Auftreten des Fettes in Nestern hervorzuheben, die sich durch eine Membran gegen das umgebende Plasma abschließen. Es handelt sich hier also nicht um einen allgemeinen, diffusen Entartungsvorgang, sondern um die Bildung einzelner isolierter, durch eine feste Hüllschicht sich gegen das umgebende Endoplasma abkapselnder Degenerationsherde. So führen denn die Erscheinungen zur Entstehung einer mehr oder minder großen Zahl zystenartiger, mit Fettkügelchen erfüllter Gebilde, die schließlich, wenn die durch diese Prozesse in ihren Lebensfunktionen gestörte und zugrunde gerichtete Zentralkapsel in Auflösung gerät, auseinander fallen. In die gleiche Reihe mit diesen Vorgängen sind die am Ektoplasma auftretenden Degenerationserscheinungen zu stellen. In allen diesen Fällen wird der Kern des Tieres nur indirekt in Mitleidenschaft gezogen durch die Schädigungen, die die protoplasmatischen Teile der Zelle erfahren.

Außer denjenigen Fällen, in denen unter sekundärer Degeneration des Zellkernes die Entartung ihren Anfang im Cytoplasma nimmt, kennen wir aber auch Vorgänge solcher Art, die primär vom Kern ihren Ausgang nehmen.

Die bisher bekannten mannigfachen Fälle von Kerndegeneration, die wiederum teils physiologischer, teils pathologischer Natur sind, vollziehen sich in verschiedener Weise und unter verschiedenen Bedingungen. So sei beispielsweise auf die Bildung von Kristalloiden im Kerninnern hingewiesen, in deren Gefolge schließlich eine Vernichtung des Kernes eintritt[1]). Bei anderen Gelegenheiten beobachten wir eine Auflösung oder einen Zerfall des Kernes in der Weise, daß dieser sein Chromatin zunächst an das Cytoplasma abgibt, er selbst wird homogen, verliert seine Färbbarkeit und geht endlich samt den ausgetretenen Chromatinbröckchen mit dem Zelleib zugrunde. Derartig liegen die Dinge bei der schon erwähnten Rückbildung von Eiern und der Degeneration des Follikelepithels[2]). Des Weiteren sei auch an die Umwandlung des Kernes, bzw. des gesamten Zellinhaltes in Drüsensekret, sowie noch an den Chromatinschwund erinnert, wie er in Verbindung mit Glykogenbildung an den Leberzellkernen Diabetischer beobachtet wurde[3]). Aus der Reihe der Protozoen im speziellen ließen sich für die im

[1]) Um nur einige der einschlägigen Angaben anzuführen, mache ich auf die Mitteilungen von List (1897), Rengel (1897), Mingazzini (1889), Hadži (1907), Sabussow (1908) aufmerksam.

[2]) Vgl. Waldeyer (1906).

[3]) Vgl. Askanazy und Hübschmann (1907).

normalen Entwicklungsgange vorkommende Kerndegeneration zahlreiche Beispiele anführen. Eine besondere Form der physiologischen Kerndegeneration bietet sich uns auch in der von R. Hertwig (**1900**) bei *Actinosphaerium* beobachteten Riesenkernbildung dar. Andererseits kennen wir aber auch Fälle, bei denen ähnliche Erscheinungen auf das Eindringen parasitärer Organismen zurückzuführen sind. In dieser Beziehung verweise ich nur auf die Beobachtungen von Dangeard (**1895**) und Anderen.

Wenn ich wiederum auf meine Untersuchungen an *Aulacantha* zurückkomme, so ist bekanntermaßen das Vorkommen von Fett- und Öltröpfchen im Protoplasma des normalen Protozoenkörpers, wie der tierischen Zelle überhaupt, eine weitverbreitete Erscheinung, dagegen ist mir keine auf Protozoen bezügliche Angabe bekannt, die uns ähnliche tiefgreifende Vorgänge fettigen Zerfalls des Plasmas zur Kenntnis brächte, wie sie bei der genannten Tripyleenart angetroffen wurden, bei der infolge der Bildung mehr oder minder zahlreicher Degenerationsherde der Organismus derartig schwer geschädigt wird, daß auch der Kern zerstört und damit das ganze Individuum vernichtet wird.

Noch auffälliger indessen sind die Prozesse fettiger Entartung, die sich primär am Aulacanthenkern selbst vollziehen. Alle bisher beschriebenen Erscheinungen der Kerndegeneration — mag es sich nun um derartige Vorgänge im Reiche der Protisten oder um Beobachtungen an Zellen höherer Organismen handeln — bieten doch ein ganz anderes Bild, als die bei *Aulacantha* festgestellten Vorgänge der in Rede stehenden Art.

Bekannt ist die Tatsache, daß Kohlehydrate als Bestandteil des Kernes erscheinen können, und zwar speziell Glykogen, das sowohl unter normalen Verhältnissen, als auch bei gewissen Krankheitserscheinungen im Kern nachgewiesen werden konnte. Ich hob schon die Feststellung dieser Substanz in den Zellkernen der Leber hervor; ich erwähne weiter ihren Nachweis im Wabenwerk der Chromidialmassen von *Difflugia*[1]) und *Arcella*[2]), sowie im Zentralkörper der Cyanophyceen[3]). Dagegen ist zu bemerken, daß nach Zimmermann (**1896**) die bisherigen Angaben über den Nachweis von Stärke im Kern auf unrichtigen Beobachtungen beruhen dürften.

Auch über des Vorkommen von Fett im Zellkern liegen Notizen vor, so beispielsweise von Carnoy (**1884**) und von Haecker (**1908**). Die von Carnoy angeführten Objekte habe ich daraufhin noch nicht nachprüfen können, was aber die von Haecker als »Fetträubchen« bezeichneten Haufen kleiner kugeliger Gebilde im Kern der Tripyleen betrifft, so handelt es sich hierbei offenbar um die gleichen Bestandteile, die ich als »Paranucleinkügelchen« ansprach, sicherlich nicht um Ansammlungen von Fett. Ich verweise in diesem Zusammenhange auf meine Ausführungen über den feineren Bau des Tripyleenkernes (weiter oben Seite 71 und 72), wo ich der Haeckerschen Deutung bereits Erwähnung tat.

Als Umwandlungsprodukt der Kernsubstanzen sehen wir gelegentlich auch Pigment entstehen. Degenerative Vorgänge solcher Art wurden von R. Hertwig (**1903**) bei *Actino-*

[1]) Zuelzer (**1904**).

[2]) Elpatiewsky (**1907**).

[3]) Zacharias (**1900**). Allerdings ist die Kernnatur des Zentralkörpers der Cyanophyceen noch umstritten, doch vergleicht Guilliermond ihn mit dem Chromidialapparat (vgl. Zacharias **1907**).

sphaerium konstatiert[1]) und es wird von ihm (l. c., p. 22, Anm. 3) ebenfalls die bei Geschwülsten vorkommende Pigmentbildung hierauf zurückgeführt. Weitere einschlägige Angaben, die das intracellular entstehende Pigment als Produkt des Kernes erscheinen lassen, liegen von Prowazek **(1905 b, 1907)** vor. Vor allem aber denke ich in diesem Falle an meine Befunde bei *Aulacantha*, wo die Entstehung des Pigmentkörpers höchstwahrscheinlich mit Abspaltung von Kernbestandteilen in Beziehung steht. Über diese Dinge habe ich mich näher schon im zweiten Teil meiner Untersuchungen an *Aulacantha* (**1909 a**, p. 242 und 243) geäußert. Meine damaligen Ausführungen haben durch die Befunde von Mielck (**1912**) bei *Phaeocolla* eine erfreuliche Bestätigung und Erweiterung erfahren. Diese Dinge sind von mir auf Seite 41 und 42 dieser Arbeit abermals berührt worden.

Sonst treten auch noch substanziell nicht näher definierte Bildungen anderer Art auf. Es ist jedoch bei solchen Erscheinungen meines Wissens bis heute in keinem weiteren Falle die Umformung sozusagen des gesamten Kernmaterials in Fett festgestellt worden, wie sie uns bei *Aulacantha* in unzweideutiger Weise vor Augen tritt.

Im Übrigen sind die Befunde an *Aulacantha* auch in anderer Beziehung noch von Interesse, haben wir doch in diesem Falle die Möglichkeit, das Verhalten einer kernlosen Zelle zu beobachten, und zwar einer Zelle, die nicht etwa durch irgendwelche äußere Eingriffe ihren Kern verloren, sondern die, sonst vollkommen unverletzt, diesen wichtigen Bestandteil ihrer Organisation eingebüßt hat.

Leider habe ich den Versuch, durch fettige Degeneration ihres Kernes beraubte Tiere weiter am Leben zu erhalten, um die späterhin eintretenden Veränderungen des Organismus zu beobachten, nicht ausführen können, und, wenn auch nicht daran zu zweifeln ist, daß schließlich ein Absterben erfolgt sein würde, so gewinnt man doch den Eindruck, daß die Zelle auch in dem enucleïerten Zustande immerhin noch längere Zeit zu vegetieren vermag. Trotz der schweren Schädigungen, die der Organismus erlitten hatte, konnte der Körper des Radiolars in den äußeren Formen noch sehr wohl erhalten sein, was immerhin erwähnenswert ist, weil die kieseligen Skelettstücke, die sich als lose zusammengefügte Radialstacheln und Tangentialnadeln darstellen, durch die Auflösung des Weichkörpers sehr leicht ihren Zusammenhalt verlieren und auseinander fallen würden. —

Welche Ursachen zu den geschilderten krankhaften Veränderungen des Aulacanthenkörpers führen mögen, darüber lassen sich zur Zeit höchstens Vermutungen aussprechen. Daß die Erscheinungen unter dem Einfluß irgendwelcher parasitären Organismen zustande kommen, glaube ich nicht annehmen zu sollen; es wurde nichts beobachtet, was einer solchen Annahme zur Stütze dienen könnte. Eher ließe sich wohl daran denken, daß besondere Ernährungsverhältnisse, vielleicht auch Änderungen in der Zusammensetzung oder der Temperatur des Mediums zur Erklärung heranzuziehen wären. Oder aber, und das dünkt mich am wahrscheinlichsten: es spielen in dieser Frage äußere Faktoren überhaupt keine Rolle, sondern wir haben es mit den Folgen von Organisationsveränderungen zu tun, die ihre Ursache möglicherweise in

[1]) Siehe hierzu auch Speeth (**1919**, p. 21).

den Fortpflanzungsverhältnissen und in dem Versagen der regulatorischen Prozesse haben könnten, von denen ich bei Schilderung der Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien sprach. Unter dieser Annahme würde es sich also um Erscheinungen handeln, in denen sich gewisse Störungen des innern Gleichgewichtes, eine ungünstige Gestaltung des Verhältnisses der einzelnen Körpersubstanzen zu einander widerspiegelt.

Über degenerative Veränderungen des Protistenkörpers liegen eine Reihe beachtenswerter Angaben vor, die teils das Verhalten des Kernes, teils das Protoplasma oder ihre gegenseitigen Beziehungen betreffen. Ich erinnere dabei an die schon erwähnten interessanten Beobachtungen, die R. Hertwig (**1900**) an *Actinosphaerium* im Falle des Hungerns und nach starker Fütterung der Tiere machte, an die bei Infusorienkulturen von R. Hertwig (**1903**), Calkins (**1904**), Popoff (**1907**) und Anderen untersuchten Erscheinungen der Depression und Degeneration, an Prowazeks (**1904**) Mitteilung über degenerative Hyperregeneration bei Protozoen, weiter an Schaudinns (**1902**) Arbeit über *Cyclospora caryolytica* Schaud., in der er näher auf gewisse an den Sporonten dieser Coccidienform sich zeigende Erscheinungen der Entartung eingeht, an die von Dangeard (**1895**), Gruber (**1904**), Penard (**1905**) und Doflein (**1907**) bei verschiedenen Amöbenarten beobachtete, unter dem Einfluß parasitärer Protozoen zustande kommende Riesenkernbildung.

Die erwähnten Versuche und Beobachtungen haben zum Teil zu weitergehenden Schlüssen Veranlassung gegeben. R. Hertwig kam zu seiner Idee über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma in der Zelle und trug, ausgehend von den pathologischen Veränderungen, die er bei *Actinosphaerium* festgestellt hatte, einen ganz neuen Gesichtspunkt in den Streit der Meinungen über die Entstehungsursache der Geschwulstbildungen hinein.

Ebensogut wie für das Studium der Vorgänge des normalen Zellebens, der Funktionen der einzelnen Bestandteile in der Zelle und der Erscheinungen des Stoffwechselgetriebes dürften die Protozoen für cellularpathologische Untersuchungen und Experimente ein besonders geeignetes Arbeitsmaterial darstellen. Bei der großen Wichtigkeit, die derartige Versuche nicht allein für das Verständnis der Lebensbedingungen im Allgemeinen, sondern auch im Besonderen für die Pathologie haben würden, wäre es mit Freuden zu begrüßen, wenn die Protistenforschung sich in weiterem Maße, als es bisher geschehen ist, dem hier angedeuteten Untersuchungsgebiete zuwenden würde.

Literatur-Verzeichnis.

Askanazy, M. und Hübschmann, P. 1907. Über Glykogenschwellung der Leberzellkerne, besonders bei Diabetes. In: Centralblatt für allgem. Pathologie und patholog. Anatomie. Bd. XVIII. No. 16. August 1907.

Auerbach, L. 1855. Über die Einzelligkeit der Amöben. In: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 7. 1855.

Birch-Hirschfeld, F. V. 1889. Lehrbuch der pathologischen Anatomie. Bd. 1. Allgemeine pathologische Anatomie. 4. Aufl. 1889.

Borgert, A. 1891. Über die Dictyochiden, insbesondere über Distephanus speculum, sowie Studien an Phaeodarien. In: Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 51. 1891.

Borgert, A. 1896a. Zur Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien (Phaeodarien). In: Zoologischer Anzeiger. Bd. 19. 1896.

Borgert, A. 1896b. Fortpflanzungsverhältnisse bei tripyleen Radiolarien (Phaeodarien). In: Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft. 6. Jahresversammlung zu Bonn. 1896.

Borgert, A. 1900. Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von Aulacantha scolymantha H. Teil I. In: Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie. Bd. 14. Heft 2. 1900.

Borgert, A. 1903. Mitteilungen über die Tripyleen-Ausbeute der Plankton-Expedition. II. Die Tripyleenarten aus den Schließnetzfängen. In: Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Systematik, Geographie u. Biologie d. Tiere. Bd. 19. 1903.

Borgert, A. 1905. Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Tuscaroridae. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition. Bd. III. L. h. 2. 1905.

Borgert, A. 1906a. Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Atlanticellidae. I. Teil. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition. Bd. III. L. h. 3. 1906.

Borgert, A. 1906b. Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Medusettidae. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition. Bd. III. L. h. 4. 1906.

Borgert, A. 1907a. Über ein paar interessante neue Protozoenformen aus dem Atlantischen Ozean und Anderes. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 9. 1907.

Borgert, A. 1907b. Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Concharidae. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition. Bd. III. L. h. 5. 1907.

Borgert, A. 1909a. Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von Aulacantha scolymantha H. Teil II. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 14. 1909.

Borgert, A. 1909b. Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Phaeodinidae, Caementellidae und Cannorrhaphidae. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition. Bd. III. L. h. 7. 1909.

Borgert, A. 1909c. Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Circoporidae. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition. Bd. III. L. h. 8. 1909.

Borgert, A. 1909d. Über Erscheinungen fettiger Degeneration bei tripyleen Radiolarien. Ein Beitrag zur Pathologie der Protozoenzelle. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 16. 1909.

Borgert, A. 1910. Kern- und Zellteilung bei marinen Ceratium-Arten. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 20. 1910.

Borgert, A. 1911a. Fremdkörperskelette bei tripyleen Radiolarien. Vierte Mitteilung über Tripyleen. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 23. 1911.

Borgert, A. 1911b. Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Challengeridae. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition. Bd. III. L. h. 11. 1911.

Borgert, A. 1913. Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Atlanticellidae. II. Teil. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition. Bd. III. L. h. 12. 1913.

Brandt, K. 1885. Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoëen) des Golfes von Neapel. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XIII. Monographie. 1885.

Brandt, K. 1890. Neue Radiolarienstudien. In: Mitteilungen des Vereins Schleswig-Holsteinischer Ärzte. 12. Heft. 1890.

Brandt, K. 1895a. Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. 1. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und coloniebildenden Radiolarien. In: Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere. Bd. 9. (1897.) Heft 1. 1895.

Brandt, K. 1895b. Über die Ursache des geringen specifischen Gewichtes der Vakuolenflüssigkeit bei Meerestieren. In: Biolog. Centralblatt. Bd. 15. No. 24. 15. Dezember 1895.

Brandt, K. 1905. Beiträge zur Kenntnis der Colliden. 2. Abhandl. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 6. 1905.

Bütschli, O. 1882. Beiträge zur Kenntnis der Radiolarienskelette, insbesondere der der Cyrtida. In: Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 36. 1882.

Calkins, Gary N. 1904. Studies on the life history of Protozoa. IV. Death of the A.-Series. Conclusions. In: Journal of experimental Zoology. Vol. I. Nr. 3. 1904.

Carnoy, J. B. 1884. La biologie cellulaire. Lierre 1884.

Dangeard, P. A. 1895. Parasites du noyau et du protoplasma. In: Le Botaniste. Poitiers 1894/95. Fasc. 6.

Doflein, F. 1907. Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. 1. Teil. In: Archiv für Protistenkunde, Suppl. I. (Festband für R. Hertwig.) 1907.

Dreyer, Fr. 1892a. Ziele und Wege biologischer Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik. Jena 1892.

Dreyer, Fr. 1892b. Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde. In: Jenaische Zeitschrift. Bd. XXVI. 1892.

Elpatiewsky, W. 1907. Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris Ehrbg. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 10. 1907.

Enriques, P. 1919. Ricerche sui Radiolari coloniali. Memoria LXXI. In: R. Comitato Talassografico Italiano. Venezia 1919.

Enriques, P. 1921a. Ricerche sui Radiolari coloniali. Memoria LXXI. Parte II. In: R. Comitato Talassografico Italiano. Venezia 1921.

Enriques, P. 1921b. Cariocinesi senza cromatina e centrosomi strani nei Radiolari. In: Archivio Italiano di Anatomia e di Embriologia. Vol. XVIII. — Suppl. Firenze 1921.

Farmer, J. B. and Shove, D. 1905. On the structure and development of the somatic and heterotype chromosomes of Tradescantia virginiana. In: Quarterly Journal of Microscopical Science (N. S.). Vol. 48. 1905.

Fowler, G. H. 1903. On Planktonetta atlantica Borgert. In: Quarterly Journal of Microscopical Science (2). Vol. 47, Part I. 1903.

Fowler, G. H. 1904. Notes on the Anatomy of Gazelletta. In: Quarterly Journal of Microscopical Science (2). Vol. 48, Part 3. 1904.

Frenzel, J. 1882. Über Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve des Tenebrio molitor etc. In: Berliner Entomologische Zeitschrift. Bd. 26. 1882.

Frenzel, J. 1886. Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. In: Archiv für Mikroskopische Anatomie. Bd. 26. 1886.

Goldschmidt, R. 1905. Die Chromidien der Protozoen. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 5. 1905.

Gruber, A. 1883. Über Kernteilungsvorgänge bei einigen Protozoen. In: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 38. 1883.

Gruber, A. 1904. Über Amoeba viridis Leidy. In: Zoologische Jahrbücher, Suppl. VII. (Festschrift für Weismann.) 1904.

Hadži, J. 1907. Über intranucleäre Kristallbildung bei Tubularia. In: Zoologischer Anzeiger. Bd. 31. 1907.

Haeckel, E. 1862. Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie. Berlin 1862.

Haeckel, E. 1879. Über die Phaeodarien, eine neue Gruppe kieselschaliger mariner Rhizopoden. In: Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft f. Medicin und Naturwissensch. 1879.

Haeckel, E. 1887. Report on the Radiolaria collected by H. M. S. »Challenger« during the years 1873—1876. In: Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. »Challenger«. Zoology Vol. XVIII. 1887.

Haeckel, E. 1888. Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie. Dritter und vierter Teil. Die Acantharien und Phaeodarien. Berlin 1888.

Haecker, V. 1904. Bericht über die Tripyleen-Ausbeute der Deutschen Tiefsee-Expedition. (Erste Mitteilung.) In: Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. 14. Jahresversammlung zu Tübingen. 1904.

Haecker, V. 1907a. Zur Statik und Entwicklung des Coelographidenskelettes. Achte Mitteilung über die Radiolarien der »Valdivia«-Ausbeute. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 9. 1907.

Haecker, V. 1907b. Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Zehnte Mitteilung über die Radiolarien der »Valdivia«-Ausbeute. In: Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. 17. Jahresversammlung zu Rostock und Lübeck 1907.

Haecker, V. 1907c. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. In: Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. Bd. 1. Heft 1. 1907.

Haecker, V. 1908. Tiefsee-Radiolarien. Die Tripyleen, Collodarien und Mikroradiolarien der Tiefsee. In: Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer »Valdivia« 1898—1899. Bd. 14. 1908.

Hartmann, M. 1909. Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen. In: Biologisches Centralblatt. Bd. 29. No. 15 und 16. August 1909.

Hertwig, R. 1876. Zur Histologie der Radiolarien. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Sphaerozoiden und Thalassicolliden. Leipzig 1876.

Hertwig, R. 1879. Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879.

Hertwig, R. 1900. Über physiologische Degeneration bei Protozoen. In: Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. 1900.

Hertwig, R. 1903. Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. In: Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. 4. Nov. 1902 u. 19. Mai 1903.

Huth, W. 1913. Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 30. 1913.

Immermann, F. 1903. Über Fremdkörperskelette bei Aulacanthiden. In: Zoologischer Anzeiger. 27. Jahrg. 1903.

Immermann, F. 1904. Die Tripyleen-Familie der Aulacanthiden der Plankton-Expedition. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition. Bd. III. L. h. 1904.

Karawaiew, W. 1895. Beobachtungen über die Struktur und Vermehrung von Aulacantha scolymantha Haeck. In: Zoolog. Anzeiger. Jahrg. 18, 1895, p. 286—289 und 293—301.

Karawaiew, W. 1896. Beobachtungen über Radiolarien. In: Schriften d. naturf. Gesellsch. Kiew. Bd. 14. Heft 2, 1896. (Russisch, mit deutscher Tafelerklärung.)

Kolster, R. 1903. Zur Kenntnis der Embryotrophe beim Vorhandensein einer Decidua capsularis. In: Anatomische Hefte von Merkel und Bonnet. Abt. 1. Bd. 22. 1903.

Lauterborn, R. 1895. Protozoenstudien. I. Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella O. F. M. In: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 59. 1895.

Lenhossék, M. v. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Zwischenzellen des Hodens. In: Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abteilung. Jahrgang 1897.

List, Th. 1897. Über die Entwicklung von Proteïnkristalloiden in den Kernen der Wanderzellen bei Echiniden. In: Anatomischer Anzeiger. Bd. 14. Nr. 7. 1897.

Luciani, L. 1906. Physiologie des Menschen. (Deutsche Ausgabe.) Bd. 2. Jena 1906.

Lundegård, H. 1910. Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von Allium. In: Svensk Botanisk Tidskrift. Bd. 4. Heft 3. 1910.

Meves, F. 1908. Es gibt keine parallele Conjugation der Chromosomen. In: Archiv für Zellforschung. Bd. 1. 1908.

Mielck, Wilh. W. O. 1911. Quantitative Untersuchungen an dem Plankton der deutschen Nordsee-Terminfahrten im Februar und Mai 1906. In: Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur wissenschaftl. Untersuchung der deutschen Meere in Kiel und der Biologischen Anstalt auf Helgoland. Neue Folge. Bd. XIII. Abt. Kiel. 1911.

Mielck, Wilh. W. O. 1912. Untersuchungen an Nordsee-Protisten. I. Über Phaeocolla pygmaea Borgert. In: Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, herausgegeben v. d. Kommission z. Unters. d. deutschen Meere in Kiel u. d. Biolog. Anstalt auf Helgoland. Neue Folge. Bd. X. Abt. Helgoland. Heft 2. 1912.

Mielck, Wilh. W. O. 1913. Über das Auftreten von Heliozoen und Radiolarien in den nordeuropäischen Meeren unter besonderer Berücksichtigung der Beziehungen zu hydrographischen Verhältnissen. In: Bull. trimestriel, publié par le Bureau du Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. Résumé planktonique, 3. Partie. Copenhague. Juillet 1913.

Mingazzini, P. 1889. Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. In: Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. 9. Heft 1. 1889.

Montgomery, Th. H. 1905. The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa with general considerations upon chromosome reduction and the heterochromosomes. In: Proceedings of the Academy of natural Science. Philadelphia. 1905.

Murray, J. 1876. Preliminary reports ... on work done on board the »Challenger«. In: Proceedings of the Royal Society of London. Vol. XXIV. 1876.

Penard, E. 1905. Observations sur les amibes à pellicule. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 6. 1905.

Popoff, M. 1907. Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. In: Archiv für Protistenkunde, Suppl. I. (Festband für R. Hertwig.) 1907.

Prowazek, S. v. 1904. Degenerative Hyperregeneration bei den Protozoen. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 3. 1904.

Prowazek, S. v. 1905a. Studien über Säugetiertrypanosomen. In: Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamte. Bd. 22. Heft 2. 1905.

Prowazek, S. v. 1905b. Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicae Woronin und die Einschlüsse in den Carcinomzellen. In: Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamte. Bd. 22. Heft 2. 1905.

Prowazek, S. v. 1907. Ein Beitrag zur Genese des Pigments. In: Zoologischer Anzeiger. Bd. 31. 1907.

Rengel, C. 1897. Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. In: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 62. 1897.

Rhumbler, L. 1894. Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. II. Saccammina sphaerica M. Sars. 1. Teil. In: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 57. 1894.

Rhumbler, L. 1911. Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition. I. Teil: Die allgemeinen Organisationsverhältnisse der Foraminiferen. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition. Bd. III. L. c. 1911.

Sabussow, H. 1908. Über Kristalloide in den Kernen von Epithelzellen bei Planarien. In: Zoologischer Anzeiger. Bd. 33. Nr. 16. 1908.

Schaudinn, F. 1900. Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. In: Zoologische Jahrbücher. Bd. 13. 1900.

Schaudinn, F. 1902. Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica Schaud., der Erreger der perniciösen Enteritis des Maulwurfs. In: Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamte. Bd. 18. Heft 3. 1902.

Schmidt, W. J. 1909. Beobachtungen über den Bau und die Fortpflanzung der Castanelliden. In: Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie u. Ontogenie der Tiere. Bd. 27. Heft 2. 1909.

Schröder, O. 1913. Die tripyleen Radiolarien (Phaeodarien) der Deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. In: Deutsche Südpolar-Expedition 1901—1903. Bd. XIV. Zoologie VI. 1913.

Siedlecki, M. 1899. Étude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider. In: Annales de l'Institut Pasteur. 1899.

Sjövall, E. 1901. Über die Spinalganglienzellen des Igels. In: Anatomische Hefte. I. Abt. Bd. 18. 1901.

Specth, C. 1919. Über Kernveränderungen bei Actinosphaerium in Hunger- und Encystierungskulturen. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 40. 1919.

Strasburger, E. 1905. Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse aus Erörterungen. (I. Teil von Hist. Beitr.) In: Jahrb. für wissenschaftliche Botanik. Vol. 42. 1905.

Vahlkampf, E. 1905. Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 5. 1905.

Waldeyer, W. 1906. Die Geschlechtszellen. In: O. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 1. Teil 1. (Erste Hälfte.) 1906.

Wilson, E. B. 1905. Studies on chromosomes. I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera. In: Journal of experimental Zoology. Vol. 2. Aug. 1905.

Winiwarter, H. v. 1900. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovarie des Mammifères (Lapin et Homme). In: Archives de Biologie. Vol. 17. 1900.

Zacharias, E. 1907. Über die neuere Cyanophyceen-Litteratur. In: Botanische Zeitung. 65. Jahrgang. 1. Sept. 1907.

Zimmermann, A. 1896. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896.

Zopf, W. 1884. Zur Kenntnis der Phycomyceten. In: Nova Acta der Kais. Leopold.-Carol. Deutschen Akad. d. Naturf. Bd. 47. 1884.

Zuelzer, M. 1904. Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 4. 1904.

Zweiger, H. 1906. Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. In: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Vol. 42. 1906.

Inhaltsübersicht.

Seite

Vorbemerkungen 3
I. Abschnitt. Bau des Tripyleenkörpers 5
A. Der Weichkörper 6
Die Zentralkapsel 6
Lage und Zahl 6
Gestalt der Zentralkapsel 7
Die Kapselmembran 8
Die Kapselöffnungen 11
Lage und Zahl der Öffnungen 11
Bau der Kapselöffnungen 17
Kapselöffnungen mit vorgelagertem Diaphragma 21
Funktion der Kapselöffnungen 21
Das intrakapsulare Protoplasma 22
Der Kern 26
Die extrakapsularen Teile des Weichkörpers 29
Ektoplasma und Kalymma 30
Das Phaeodium 32
B. Das Skelett.
Anhang. Schwebevorrichtungen bei den Tripyleen 56
II. Abschnitt. Die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien 65
Zweiteilung unter mitotischer Kernhalbierung 68
Kern und Endoplasma 69
Struktur des ruhenden Kernes 69
Vorbereitende Phasen 70
Stadium der Äquatorialplatte 78
Bildung der Tochterplatten 83
Spätere Tochterplattenstadien 86
Rekonstruktion der Tochterkerne 90

Seite

Die bläschenförmigen Einschlüsse des Endoplasmas 94
Die Öffnungen der Zentralkapselmembran in ihrem Verhalten bei der Teilung unter mitotischer Kernhalbierung 97
Teilung der extrakapsularen Körperbestandteile 102
Bemerkungen zur Mitose der Tripyleen 103
Zweiteilung mittels Kernfurchung 108
Der Verlauf der Kernteilung 108
Das Endoplasma 116
Die Öffnungen der Zentralkapselmembran 118
Die abschließenden Vorgänge des Teilungsprozesses und die Bedeutung der Kernfurchung 119
Zweiteilung unter Bildung der Manschettenform des Kernes 122
Entstehung der Manschettenform des Kernes 122
Die Öffnungen der Zentralkapselmembran 127
Die abschließenden Vorgänge der Teilung und die Beziehungen der Manschettenstadien zu denen der Mitose 128
Zweiteilung mit direkter Kernhalbierung 131
Verhalten des Kernes. — Formveränderung der Zentralkapsel 132
Das Endoplasma 136
Ringförmige Durchtrennung der Kapselmembran 137
Die Öffnungen der Zentralkapselmembran 138
Abschließende Vorgänge des Teilungsprozesses 141
Mitotische und amitotische Teilungszustände bei den Tripyleen. Der sog. »Aulacantha-« und der »Aulosphaera-Typus« 142
Lagebeziehungen der einzelnen Teilungsebenen bei auf einander folgenden Teilungsprozessen im Falle der verschiedenen Arten der Kernhalbierung 144
Über die Erscheinungen bei wiederholter Zweiteilung, über Koloniebildung und über normalerweise zweikapselige Arten 146
Fortpflanzung durch Gametenbildung bei Aulacantha 153
Die intrakapsularen Vorgänge bis zum Zerfall der Zentralkapsel 154
Zerfall der Zentralkapsel. Bildung vielkerniger Protoplasmaballen im Skelettohlraum 160
Die weiteren Schicksale der vielkernigen Ballen 165
Sonstige Funde von Stadien der Gametenbildung bei Tripyleen 169
Sind Phaeodiniden und Caementelliden Jugendstadien skelettführender Tripyleenarten? 174
Schlußbemerkungen zu den Fortpflanzungserscheinungen bei den Tripyleen 178
Anhang. Degenerationserscheinungen bei Tripyleen 181

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY

Tafeln

und

Tafel-Erklärungen.

Tafel I.

Aulacantha scolymantha Haeckel. — Mitotische Kernteilung. — Bilder von Schnitten durch die Zentralkapsel oder nur den Kern.

Fig. 1. Zentralkapsel mit ruhendem Kern. Das Chromatin bildet ein grob spongiöses Gerüst mit radiärer Anordnung der Hauptzüge . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 2—5. Vier aufeinander folgende Stadien des in Vorbereitung zur mitotischen Teilung begriffenen Kernes. Das Chromatingerüst wird immer feiner und dichter, die Stränge lösen sich allmählich in dünne Fäden auf, die zunächst noch ihre radiäre Orientierung bewahren . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 6. Die Fadenmassen des Kernes haben sich zu einem Knäuel wirr durcheinander geschlungen. Die Dicke des Fadens hat zugenommen . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 7. Durch Segmentierung des Fadens ist eine große Zahl kürzerer Fadenabschnitte gebildet worden. Die Segmente sind im Begriff, durch Längsspaltung in je zwei Tochterchromosomen zu zerfallen. Im Endoplasma sind die »bläschenförmigen Einschlüsse« aufgetreten . . . . . Vergr. 300 fach.

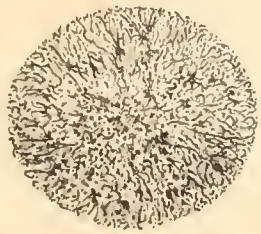
Fig. 8. Die Tochterchromosomen haben sich von einander getrennt und durcheinander geschlungen. Der Kern hat sich zu einem linsenförmigen Körper abgeplattet. Die Kernmembran ist noch erhalten. (Zweites Knäuelstadium) . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 9. Die Fäden beginnen, sich zu entwirren und parallel zu einander, senkrecht zu den Seitenflächen des Kernes, anzuordnen. Die Kernmembran ist geschwunden . Vergr. 300 fach.

Fig. 10. Die Umlagerung der Chromosomen ist vollendet; gleichzeitig sind dieselben von beiden Seiten her mehr nach der Mitte zusammengerückt. Die bis an die Membran der Zentralkapsel heranreichende Äquatorialplatte besitzt eine windschiefe, daher auf dem Querschnitte S-förmige Gestalt . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 11. Die schon auf einem viel früheren Stadium angelegte zweite Längsspaltung der Chromosomen ist vollendet. Die Äquatorialplatte hat begonnen, sich der Fläche nach zu spalten. (Bildung der Tochterplatten) . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 4.



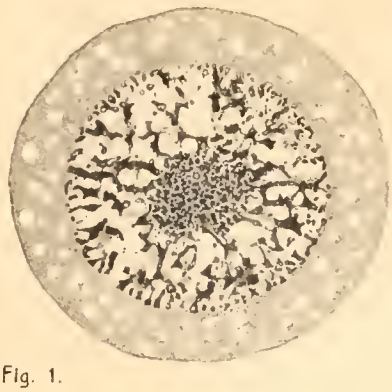


Fig. 1.

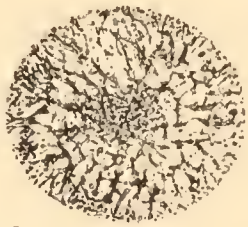


Fig. 2.

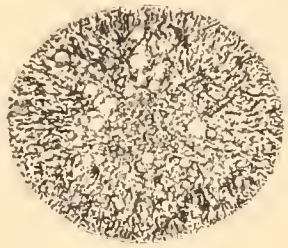


Fig. 3.

Fig. 5.

Fig. 6.

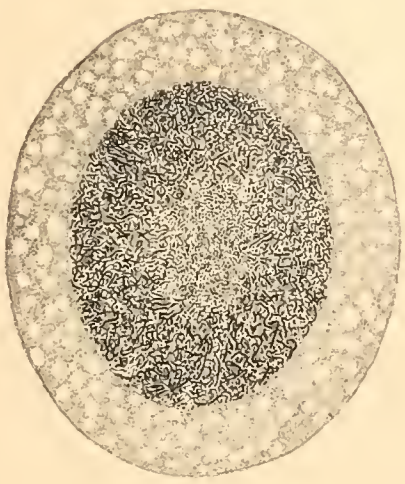


Fig. 7.

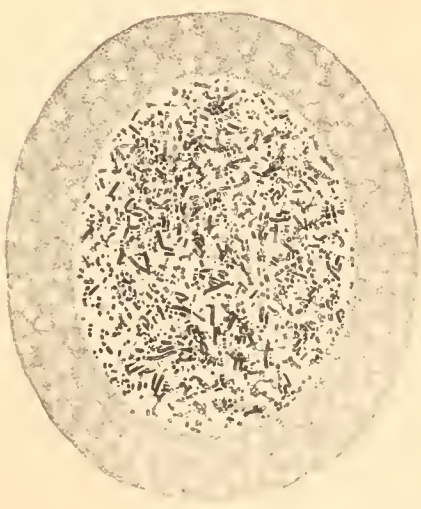


Fig. 8.

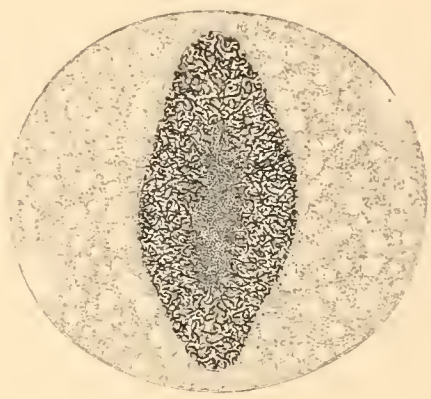


Fig. 11.

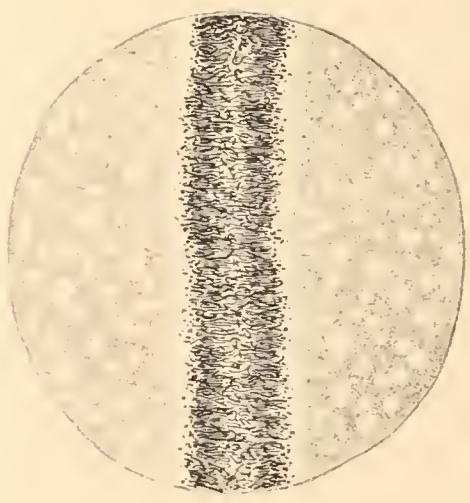
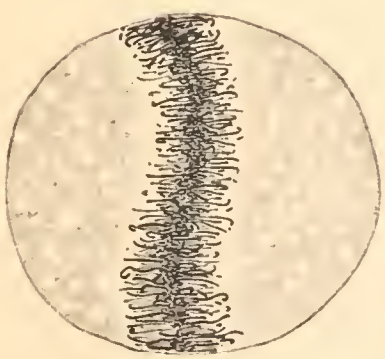


Fig. 9.

Fig. 10.



1	6	9	2	7	10	4	3	11	8	5

Tafel II.

Aulacantha scolymantha Haeckel. — Mitotische Kernteilung.

Fig. 1. Die Tochterplatten sind weiter auseinander gerückt. Die Chromosomen haben sich dichter zusammengelagert, so daß die Platten nicht mehr bis an die Kapselmembran heranreichen . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 2. Die Entfernung der Tochterplatten von einander hat noch weiter zugenommen. Die Chromosomen haben sich verkürzt und sind mit ihren äußeren Enden in eine Ebene gerückt. Zwischen den Tochterplatten tritt eine zellplattenartige Differenzierung auf . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 3. Die Tochterplatten beginnen, sich mit ihren Rändern nach außen zu krümmen Vergr. 300 fach.

Fig. 4. Die Zusammenbiegung der Ränder ist stärker geworden. Die Teilung der Zentralkapsel bereitet sich durch eine Streckung derselben in der Richtung der auseinandergewichenen Tochterplatten vor . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 5. Die Krümmung der Kernplatten ist noch weiter fortgeschritten. Von der aboralen Seite der Zentralkapsel her dringt in der Ebene der zellplattenartigen Bildung eine Furche in das Innere vor . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 6. Die Ränder der Tochterplatten haben sich bis auf eine kurze Entfernung einander genähert. Die Höhlung im Innern stellt nur noch eine kleine, von Endoplasma erfüllte Einbuchtung dar. Die Teilungsfurche ist weiter in die Tiefe vorgedrungen, so daß die Hälften der Zentralkapsel nur noch im oralen Teil mit einander im Zusammenhang stehen . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 7. Tochterkapsel einige Zeit nach der Trennung. Der Kern hat sich vollkommen abgerundet, die Chromatinfäden zeigen eine radiäre Anordnung . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 8. Der Kern ist in den Ruhezustand zurückgekehrt. Das Chromatin bildet das charakteristische grob spongiöse Gerüst . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 9. Querschnitt durch den oralen Teil einer Zentralkapsel im Stadium von Fig. 8, Taf. I. Die »bläschenförmigen Einschlüsse« im Endoplasma bilden einen Ring in der Nähe der Hauptöffnung . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 10. Junges Tochterplattenstadium, etwas späterer Zustand als Fig. 11, Taf. I. Orale Hälfte der Zentralkapsel mit bläschenförmigen Einschlüssen, die hier nicht auf einen Ring beschränkt sind, sondern sich außerdem auch noch in einer Anzahl von Alveolen in der Nähe der Hauptöffnung finden . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 11. Späteres Tochterplattenstadium, etwa Fig. 2 dieser Tafel entsprechend. Die Chromosomen sind infolge unzureichender Fixierung mit einander zu einer einheitlichen Masse verklebt. Die Einschlüsse im Endoplasma bilden einen einzigen dicken Ring in nächster Nähe der Hauptöffnung . . . . . Vergr. 300 fach.

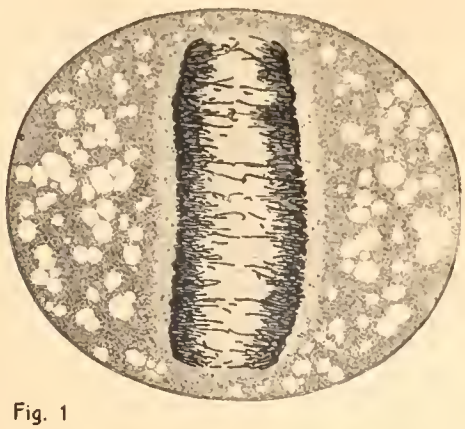


Fig. 1

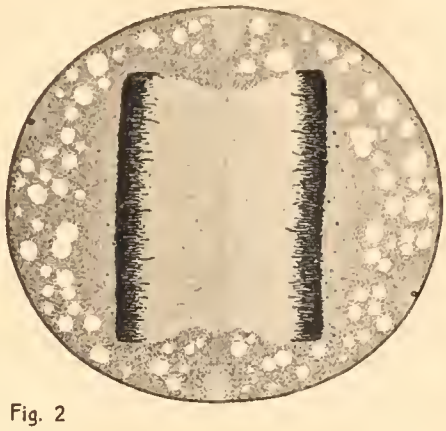


Fig. 2

Fig. 3

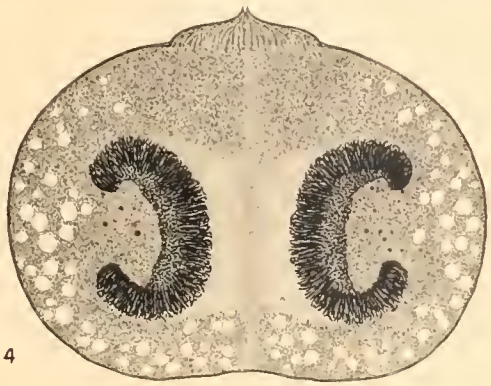


Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

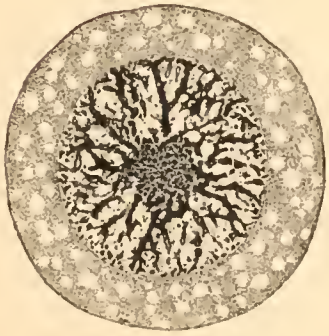
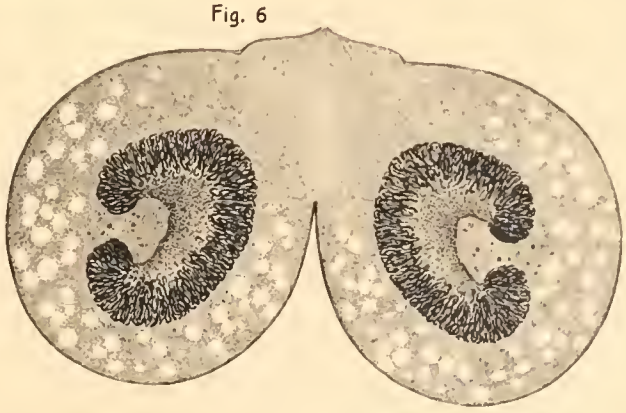


Fig. 8



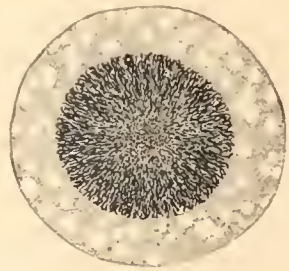
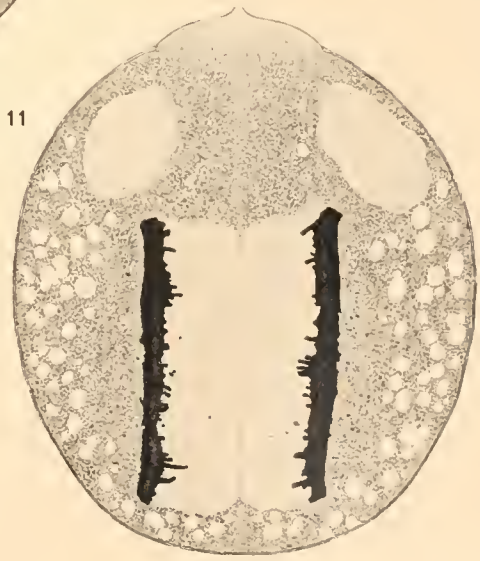


Fig. 7

Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11



1 4 8 9 2 6 10 11 7 5 3

Borgert, Tripyleen.

Tafel III.

Aulacantha scolymantha Haeckel. — Mitotische Kernteilung.

Fig. 1. Teil aus einem Schnitt wie Fig. 9, Taf. I, stärker vergrößert. Die aus der ersten Längsspaltung hervorgegangenen und selbst schon wieder längsgespaltenen Tochterchromosomen sind im Begriff, sich zur Äquatorialplatte zusammenzulagern . . . . . Vergr. 900 fach.

Fig. 2. Äquatorialplattenstadium, vgl. Fig. 10, Taf. I, Teil aus einem Schnitt. Die Chromosomen sind ziemlich weitläufig angeordnet und zeigen einen deutlichen Längsspalt . . . . . Vergr. 900 fach.

Fig. 3. Gleicher Entwicklungszustand wie vorige Figur. Die Äquatorialplatte ist in Folge der Kürze der Chromosomen besonders dünn. Die Längsspaltung der Chromosomen ist stark fortgeschritten, es ist bereits zu einer vollkommenen Trennung der Spalthälften gekommen . . . . . Vergr. 900 fach.

Fig. 4. Beginnende Trennung der Tochterplatten. Etwa gleiches Stadium wie Fig. 11, Taf. I; Teil eines Schnittes. Die äußere Begrenzung der Platten ist noch eine sehr unbestimmte . . . . . Vergr. 900 fach.

Fig. 1.

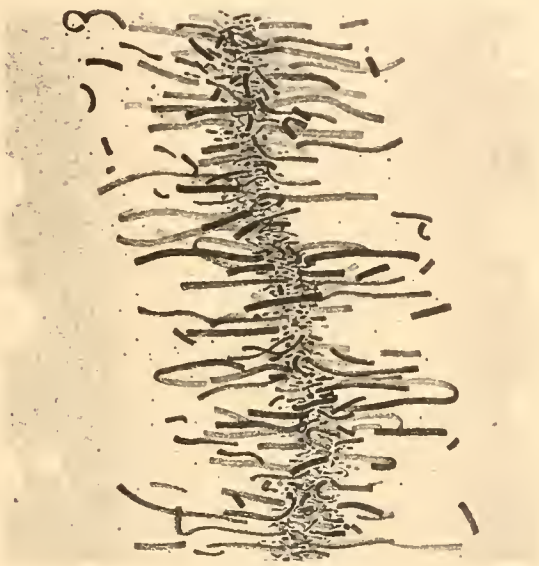


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Borgert, Tripyleen.

Tafel IV.

Fig. 1 und 2 *Aulacantha scolymantha* Haeckel. Fig. 3 und 4 *Castanidium variabile* Borgert. Fig. 5—7 *Castanidium moseleyi* Haeckel.

Fig. 1. Bildung der Tochterplatten; etwas stärkeres Stadium als Fig. 4, Taf. III. Die etwas weiter auseinander gerückten Kernplatten haben stellenweise die zwischen ihnen gelegenen Partien schon vollkommen freigegeben. Die Außenflächen der Platten weisen bereits eine bestimmtere Begrenzung auf . . . . . Vergr. 900 fach.

Fig. 2. Die Tochterplatten haben sich noch mehr von einander entfernt (vgl. Fig. 1, Taf. II). Es ragen nur noch vereinzelte Chromatinfäden bis zur Mitte des Zwischenraumes oder darüber hinaus vor. Die Chromosomen sind mit ihren äußeren Enden alle nahezu in dieselbe Ebene gerückt . . . . . Vergr. 900 fach.

Fig. 3. Schnitt durch einen Kern von *Castanidium variabile* Borgert. Der Kernraum ist mit fadenförmigen Chromosomen erfüllt. (Nach einer Abbildung von W. J. Schmidt) . . . . . Vergr. 400 fach.

Fig. 4. Teil eines Schnittes durch den Kern der gleichen Art, Knäuelstadium, stärker vergrößert. (Nach W. J. Schmidt) . . . . . Vergr. 1800 fach.

Fig. 5. Teil eines Schnittes durch den Kern von *Castanidium moseleyi* Haeckel. Die Chromosomen längsgespalten; die Spalthälften zeigen Überkreuzungen. Außer Chromatinbröckchen an einzelnen Stellen zwischen den Chromosomen Haufen von Paranucleïnkügelchen. (Nach W. J. Schmidt) . . . . . Vergr. 1800 fach.

Fig. 6. Schnitt durch eine Zentralkapsel von *Castanidium moseleyi* im Stadium der Äquatorialplatte. (Nach W. J. Schmidt) . . . . . Vergr. 165 fach.

Fig. 7. Schnitt durch eine zweikernige Zentralkapsel von *Castanidium moseleyi*. Die beiden Kerne sind durch direkte Teilung entstanden; die Astropyle ist gleichfalls geteilt. (Nach W. J. Schmidt) . . . . . Vergr. 165 fach.

Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 2.

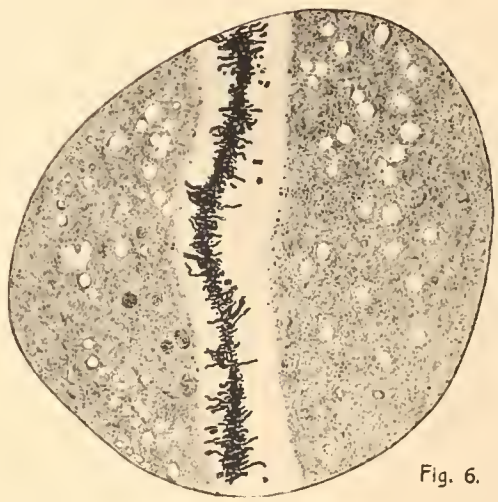


Fig. 6.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 7.

4. 1. 2. 5. 3. 7. 6.

Tafel V.

Sämtliche Bilder beziehen sich auf *Aulacantha scolymantha* Haeckel. Fig. 1 bis 7 Bildung der Manschettenform des Kernes. Fig. 8 bis 11 Stadien der Kernfurchung.

Fig. 1—3. Frühes Entwicklungsstadium der Manschettenform des Kernes (gleicher Zustand wie in Textfigur 105, 106, 107 auf Seite 123 und 124). — Fig. 1 Querschnitt durch die orale Partie der Zentralkapsel. Fig. 2 die gleiche Zentralkapsel an der höchsten Stelle der aboralen Einbuchtung getroffen. Fig. 3 ein Querschnitt näher dem aboralen Pole . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 4—7. Späterer Kernzustand (etwa gleiche Entwicklungsphase wie in den Textfiguren 109, 110, 111 auf Seite 125.) — Fig. 4 medianer Längsschnitt durch eine Zentralkapsel. Die vorher parallel gerichteten Kernplatten sind in einem flachen Winkel gegen einander geneigt. Am Rande der Figur links unten die eine der beiden primären Parapylen. — Fig. 5, 6, 7 Querschnitte durch eine andere Zentralkapsel. Die drei dargestellten Schnitte entstammen den gleichen Kernregionen wie die in Fig. 1—3 wiedergegebenen. Die Kernplatten lassen hier wie auch schon bei Fig. 4 in den äußeren Partien deutlich die beginnende Einkrümmung der Ränder und Abrundung der Kernhälften erkennen (vgl. besonders Fig. 5) . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 8 u. 9. Zwei Querschnitte durch eine Zentralkapsel im Beginne der Kernfurchung (etwas späteres Stadium als Textfigur 95 auf Seite 108). — Fig. 8 Schnitt durch die aborale Partie des Kernes. Am Rande der Figur rechts und links die beiden primären Parapylen. Fig. 9 Querschnitt aus der Gegend der Kernmitte . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 10. Weiter fortgeschrittenes Stadium der Kernfurchung (ungefähr der gleiche Kernzustand wie Textfigur 104 auf Seite 115); medianer Längsschnitt durch die Zentralkapsel. Die beiden Kernhälften stehen kurz vor der Trennung . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 11. Etwas schief gerichteter medianer Längsschnitt durch ein noch späteres Entwicklungsstadium. Die Tochterkernanlagen haben sich von einander getrennt, ihre völlige Abrundung steht bevor . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 1

Fig. 2

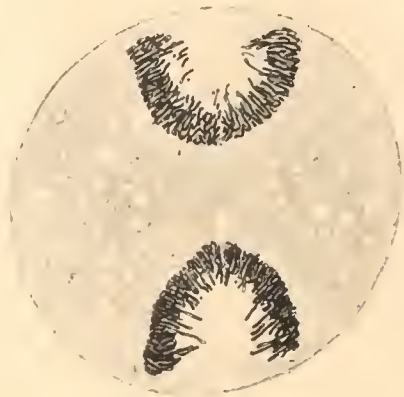


Fig. 3

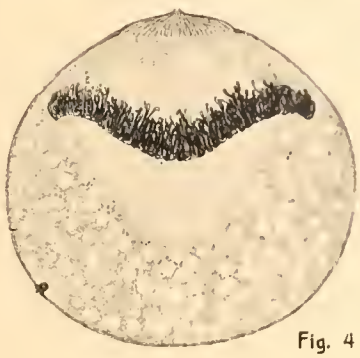


Fig. 4

Fig. 5

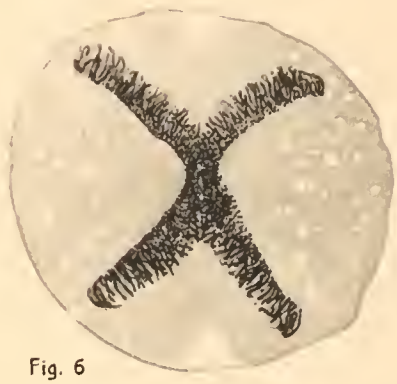


Fig. 6

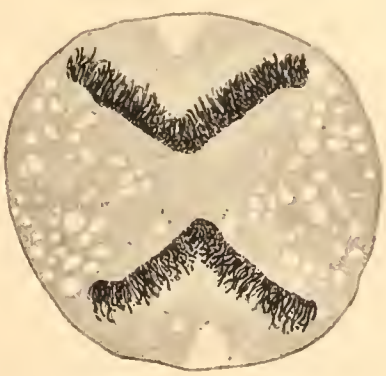


Fig. 7

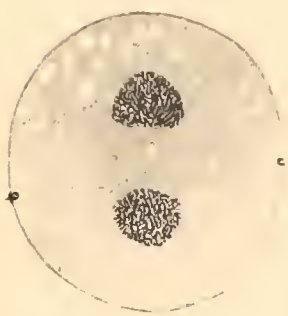


Fig. 8

Fig. 9

Fig. 10

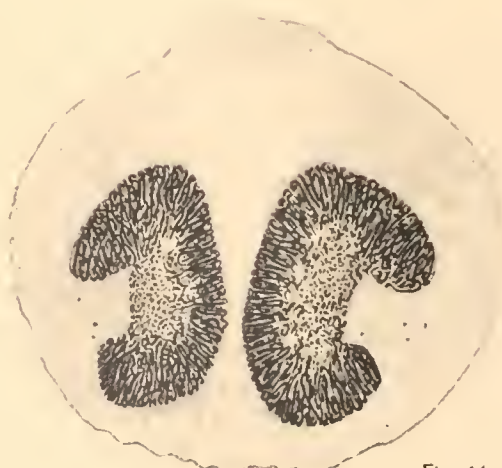


Fig. 11

1	7	10		4		2	8	5			3	6	11		9

Borgert, Tripyleen.

Tafel VI.

Aulacantha scolymantha Haeckel. — Kernfurchung.

Die vier Bilder der drei vertikalen Reihen beziehen sich auf je eine Entwicklungsphase des Kernes und stellen Querschnitte aus verschiedenen Regionen derselben Zentralkapsel dar. Der erste Schnitt jeder Vertikalreihe entstammt überall der oralen Partie, der letzte dem aboralen Teile der Zentralkapsel; die beiden mittleren Figuren geben Schnitte aus der dazwischen liegenden Region wieder. Die Schnitte sind so ausgewählt, daß die neben einander stehenden Bilder sich entsprechen und somit ein leichter Überblick über die auf einander folgenden Veränderungen des Kernes bei den abgebildeten Entwicklungsstadien durch einen Vergleich der Figuren in den Horizontalreihen ermöglicht wird.

Fig. 1—4. Gleicher Entwicklungszustand wie in Textfigur 100, Seite 111 . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 5—8. Stadium der Textfiguren 101 und 102, Seite 113 . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 9—12. Entwicklungsstadium, wie in Textfigur 103 u. 104, Seite 115, wiedergegeben . Vergr. 300 fach.

Fig. 1.

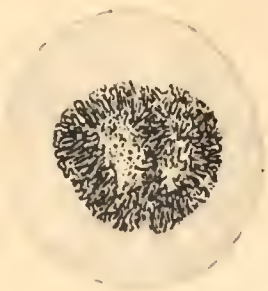


Fig. 5.

Fig. 9.

Fig. 2.

Fig. 6.

Fig. 10.

Fig. 3.

Fig. 7.

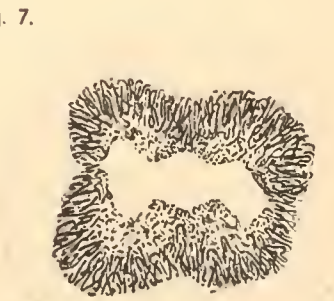
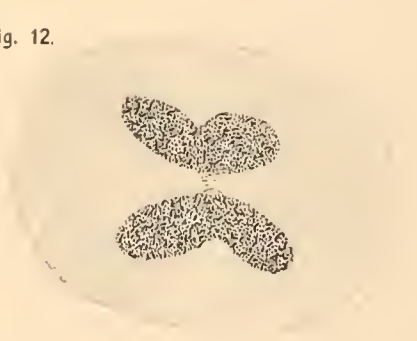


Fig. 11.

Fig. 4.

Fig. 8.

Fig. 12.



1. 2. 3. 4.

5. 6. 7. 8.

9. 10. 11. 12.

Borgert, Trippleen.

Tafel VII.

Aulacantha scolymantha Haeckel. — Direkte Kernteilung.

Fig. 1. Vollständiges Individuum mit zwei durch Teilung entstandenen Zentralkapseln; die eine derselben (links) im Begriff, sich unter Amitose nochmals zu teilen · Vergr. 100 fach.

Fig. 2. Querschnitt durch eine zweikernige Zentralkapsel. Die Tochterkerne liegen noch unmittelbar zusammen und zeigen den Bau des ruhenden Kernes, d. h. grobspongiöse Struktur. Am untern Rande rechts ist eine der beiden sekundären Parapylen sichtbar. Die Kapselmembran zeigt eine Unterbrechung in der Teilungsebene · · ·

Fig. 1

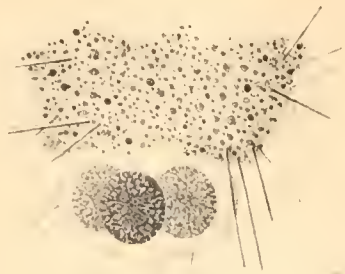


Fig. 8

Fig. 10

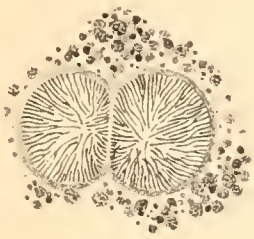


Fig. 6

Fig. 5

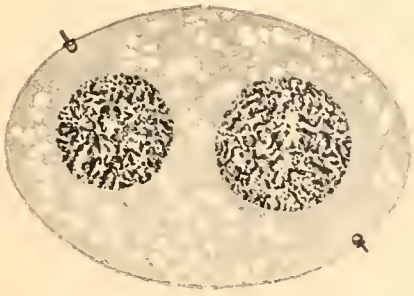


Fig. 4

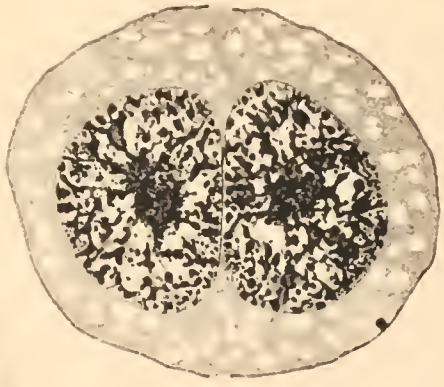


Fig. 2

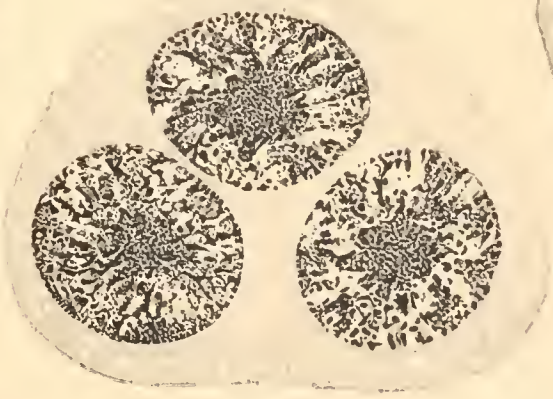


Fig. 9

Fig. 3

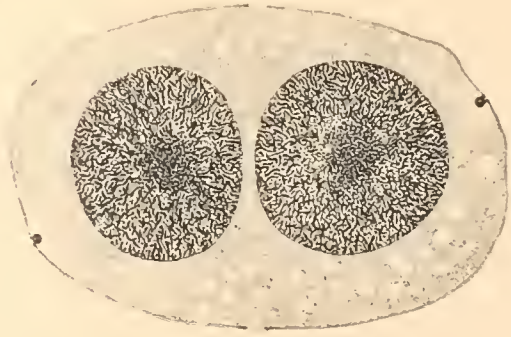


Fig. 7

8 6 4 3 1 9 7 2 5 10

Tafel VIII.

Aulacantha scolymantha Haeckel. — Gametenbildung. Disintegration des Primärkernes.

Fig. 1. Primärkern im Beginne der Auflösung; im umgebenden Endoplasma treten Chromosomenbläschen auf . . . . . Vergr. 300fach.

Fig. 2. Der Primärkern hat sich erheblich verkleinert; in seinem Innern ist ein großer, von zahlreichen Hohlräumen durchsetzter Binnenkörper entstanden. Die Menge der in Bildung begriffenen Kleinkerne ringsum hat sich vermehrt . . . . . Vergr. 300fach.

Fig. 3. Der Primärkern hat sein Chromatin bis auf geringe Reste abgegeben. Der Binnenkörper ist noch erhalten. Die kleinen Kerngebilde im umgebenden Endoplasma erscheinen infolge einer mehr diffusen Färbung (Parakarmin) relativ groß . . . . . Vergr. 300fach.

Fig. 4. Der Binnenkörper ist zerfallen, die Reste des Primärkernes weisen nur noch geringe Mengen chromatischer Substanz auf, die in Bröckchen und Fäden durch die Masse verteilt sind. Die Zahl der Kleinkerne hat weiter zugenommen, die meisten sind in Teilung begriffen . . . . . Vergr. 300fach.

Fig. 5. Sektor aus einem Schnitt durch ein späteres Stadium. Im Zentrum der Zentralkapsel (oberer Teil der Figur) an Stelle des Primärkernes eine gröber strukturierte Protoplasmamasse, in der größere Alveolen vermißt werden. Die chromatische Substanz des Primärkernes ist in Gestalt zahlloser kleiner und kleinster Körnchen durch das Endoplasma verteilt . . . . . Vergr. 900fach.

Fig. 6. Medianer Längsschnitt durch eine Zentralkapsel, deren Primärkern vollkommen zerstreut ist. Die zahlreichen Kleinkerne überall durch das Endoplasma verteilt. Die Öffnungen der Zentralkapselmembran, von denen die Astropyle im Längsschnitt sichtbar ist, noch erhalten . . . . . Vergr. 300fach.

Fig. 7. Sektor aus einem Schnitt durch den Binnenkörper, in dessen wabige Grundmasse größere und kleinere, zum Teil mit einem körnig-faserigen Inhalt erfüllte Alveolen eingelagert sind . . . . . Vergr. 900fach.

Fig. 8. Kernrest mit zerfallendem Binnenkörper . . . . . Vergr. 300fach.

Fig. 9. Chromosomenbläschen, stärker vergrößert. Detail zu Fig. 1 . . . . . Vergr. 900fach.

Fig. 10. Direkte Teilung der Kleinkerne . . . . . Vergr. 900fach.

Fig. 11. Einzelne Kleinkerne im Knäuelstadium, stärker vergrößert. Detail zu Fig. 6 . Vergr. 1700fach.

Fig. 12. Kleinkerne in mitotischer Teilung . . . . . Vergr. 1700fach.

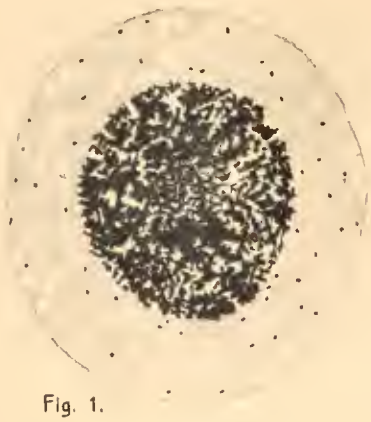


Fig. 1.

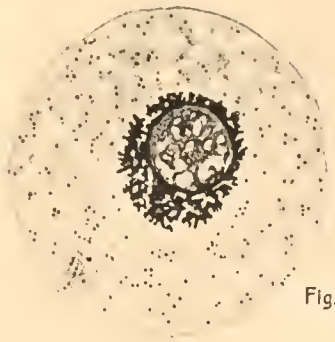


Fig. 2.

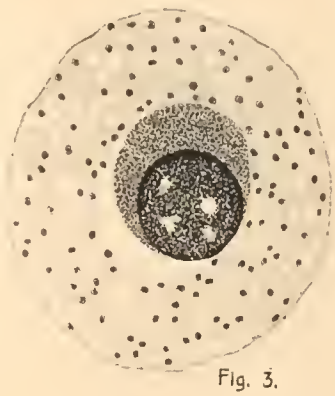
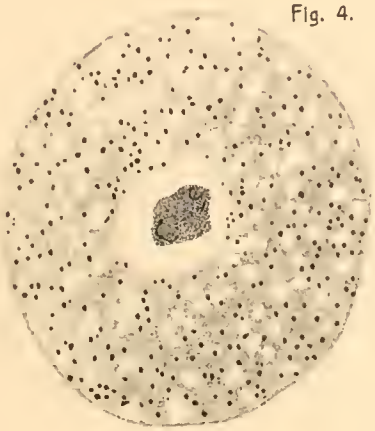


Fig. 3.

Fig. 4.



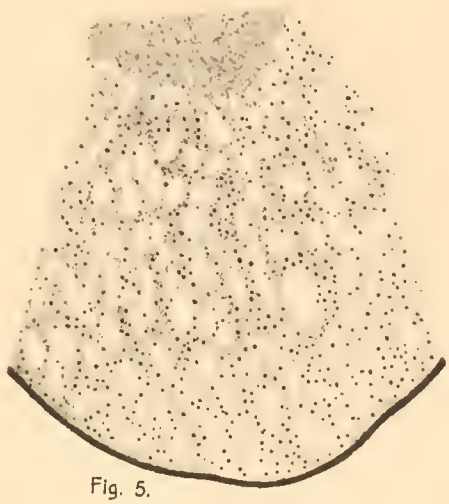


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 9.

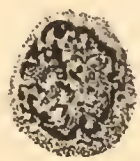


Fig. 8.

Fig. 10.

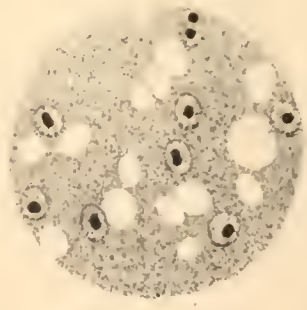


Fig. 7.

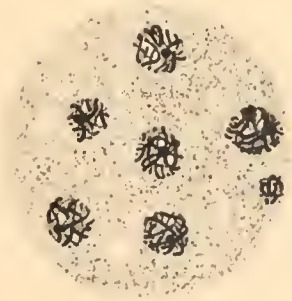
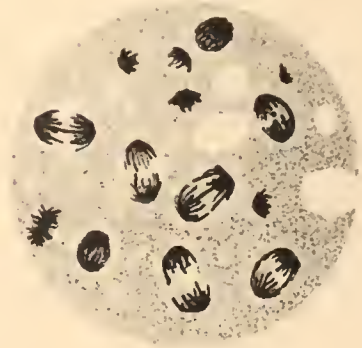


Fig. 11.

Fig. 12.



9.	1.		4.	7.		5.	11.	8.	2.		12.	6.		3.	10.

Tafel IX.

Aulacantha scolymantha Haeckel. — Gametenbildung. Stadien nach Zerfall der Zentralkapsel.

Fig. 1. Makrogametenbildung. Ganzes Individuum. Die Zentralkapsel ist zerfallen, der Skelettraum ist mit größeren und kleineren Protoplasmaballen erfüllt. Das Phaeodium ist verschwunden . . . . . Vergr. 100 fach.

Fig. 2. Mikrogametenbildung. Einzelner Ballen in Oberflächenansicht bei etwas stärkerer Vergrößerung. Man erkennt unzählige kleine Kristalloide, die in Gruppen zusammenliegen. Die Kerne heben sich infolge schwacher Färbung nur unscharf gegen ihre Umgebung ab . . . . . Vergr. ca. 400 fach.

Fig. 3. Mikrogametenbildung. Schnitt durch einen etwas kleineren Ballen. Die Kerne liegen dicht gedrängt und lassen nur geringe, von Protoplasma erfüllte Räume zwischen sich. Die Kerne zeigen in ihrem Innern unregelmäßige Brocken und Stränge chromatischer Substanz. Die Kristalloide fehlen, weil sie durch die angewandten Reagentien aufgelöst sind . . . . . Vergr. 900 fach.

Fig. 4. Eine Anzahl stärker vergrößerter Kerne mit Kristalloiden, aus einem Quetschpräparat; schwach gefärbt, keine deutliche Chromatintinktion . . . . . Vergr. 1700 fach.

Fig. 5. Makrogametenbildung. Schnitt durch einen einzelnen Ballen. Die Kerne sind weit weniger zahlreich als bei den entsprechenden Zuständen der Mikrogametenentwicklung. Die Masse des Protoplasmas, in das die Kerne eingebettet sind, ist relativ groß. Die Kerne zeigen Knäuelstruktur. Kristalloide fehlen. Vergr. 900 fach.

Fig. 6. Makrogametenbildung. Totalbild, späterer Entwicklungszustand als in Fig. 1. Aus den größeren Ballen sind durch weitere Teilung zahlreiche kleinere Kügelchen entstanden. Das Skelett ist im Begriff, auseinander zu fallen. Das Freiwerden der Schwärmer steht offenbar nahe bevor . . . . . Vergr. 100 fach.

Fig. 7. Entstehung der kleineren Kügelchen durch Zerfall der größeren Ballen, etwas stärker vergrößert . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 8. Protoplasmafaden mit zahlreichen Kernen aus dem in Figur 6 abgebildeten Exemplar; offenbar nicht zum Tiere selbst gehörend, sondern von außen stammend . . . . . Vergr. 300 fach.

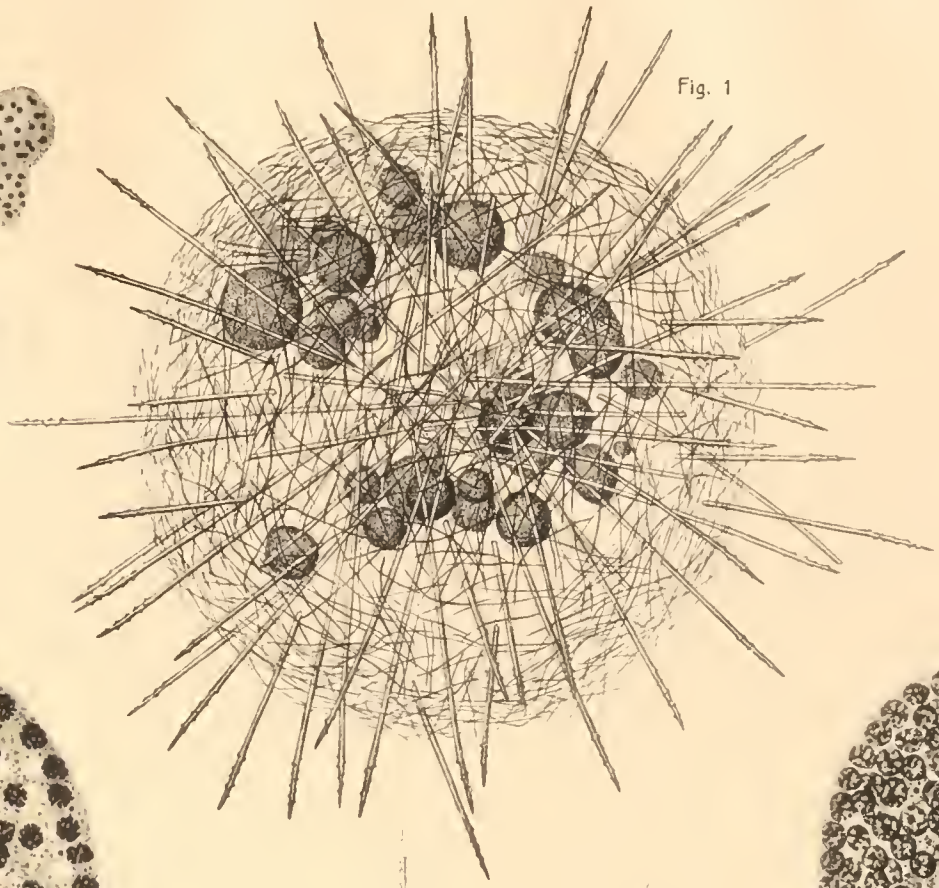


Fig. 1

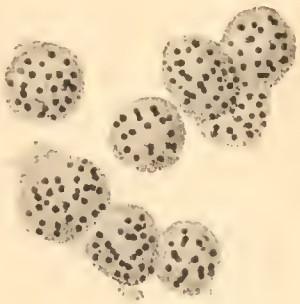


Fig. 7

Fig. 8

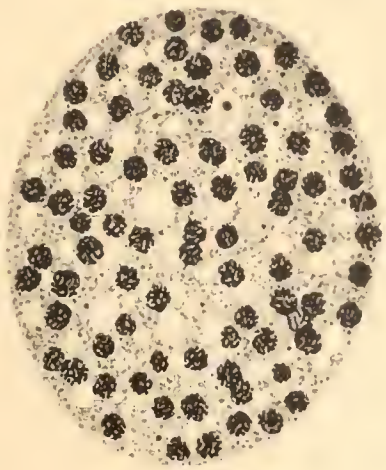


Fig. 5

Fig. 3

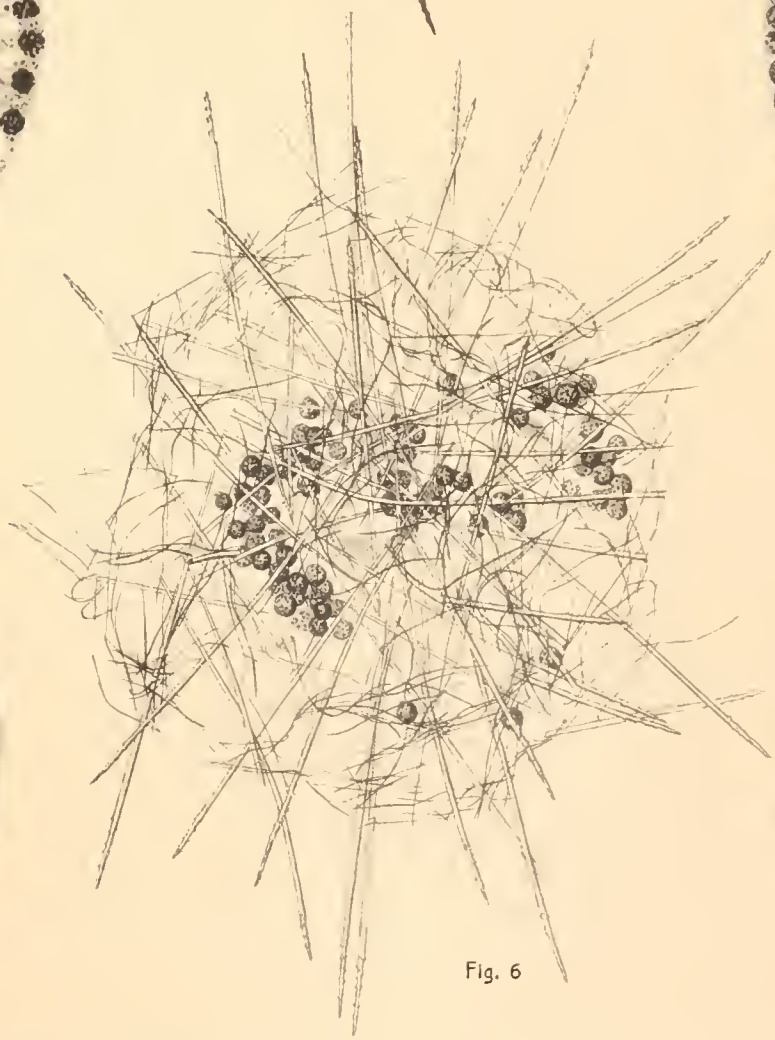


Fig. 6

Fig. 2

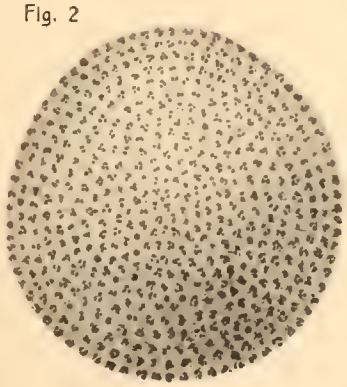


Fig. 4

2 7 5 6 1 4 3 8

Tafel X.

Von den Abbildungen bezieht sich Fig. 1—8 auf *Aulacantha scolymantha* Haeckel, Fig. 9 auf *Caementella loricata* Borgert, Fig. 10 und 11 auf *Castanidium variabile* Borgert.

Fig. 1—8. Entwicklung und Bau der einzelnen Parapyle von *Aulacantha*. Fig. 1—6 aufeinander folgende Stadien der in Neubildung begriffenen Parapyle. Fig. 7 und 8 zwei fertig ausgebildete Parapylen; hinsichtlich der Gestaltung des Öffnungshalses bestehen gewisse Unterschiede . . . . . Vergr. ca. 3000 fach.

Fig. 9. Medianer Längsschnitt durch eine *Caementella loricata;* gleiches Stadium der Gameteubildung wie in Fig. 6, Taf. VIII für *Aulacantha* dargestellt. Der Primärkern hat sich vollkommen aufgelöst . . . . . Vergr. 300 fach.

Fig. 10. *Castanidium variabile.* Schnitt durch ein in Gametenbildung begriffenes Exemplar. Der dargestellte Schaleninhalt besteht aus zahlreichen vielkernigen Protoplasmaballen, die sich durch den Zerfall der Zentralkapsel gebildet haben. Das Stadium entspricht dem auf Taf. IX, Fig. 6 für *Aulacantha* wiedergegebenen Entwicklungszustand. Nach einer Abbildung von W. J. Schmidt . . . . . Vergr. 230 fach.

Fig. 11. Einzelne der vielkernigen Protoplasmaballen bei stärkerer Vergrößerung. Nach Schmidt . . . . . Vergr. 880 fach.

Fig. 1

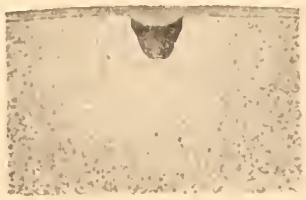


Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

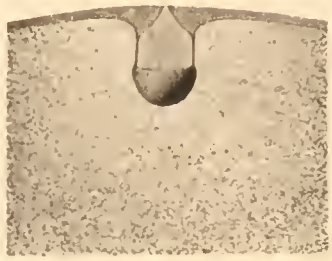


Fig. 5

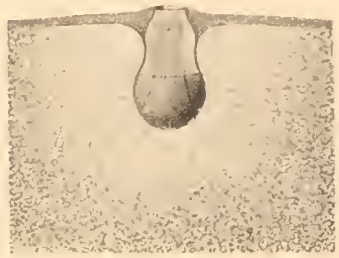


Fig. 6

Fig. 7

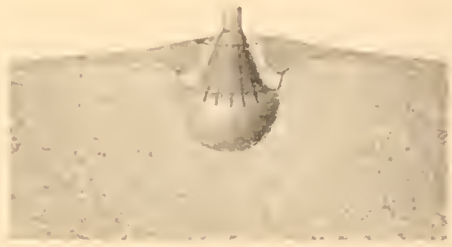
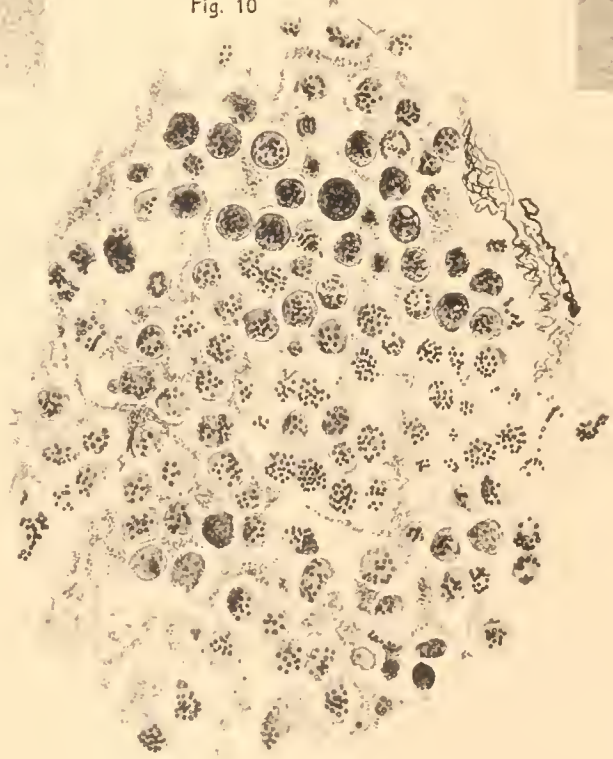


Fig. 8

Fig. 10



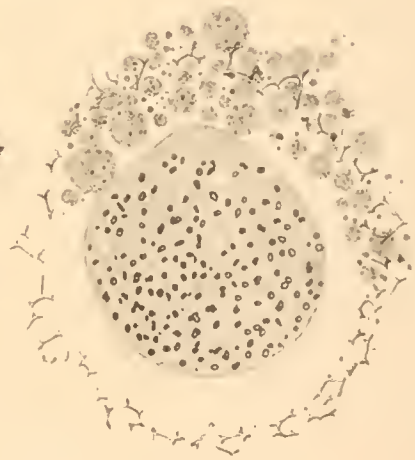


Fig. 9

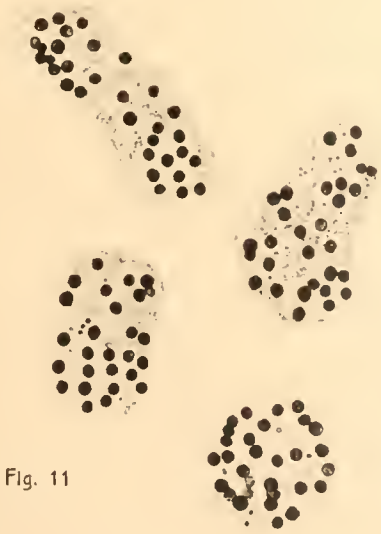


Fig. 11

Tafel XI.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Aulacantha scolymantha* Haeckel. — Fettige Degeneration.

Fig. 1. Normales Individuum von *Aulacantha*. Die Zentralkapsel mit ruhendem Kern; oberhalb der Zentralkapsel die Massen des Phaeodiums, aus denen die nur in ihrem proximalen Teil wiedergegebenen Radialstacheln hervorragen . . . . . Vergr. 185 fach.

Fig. 2. Zentralkapsel mit Phaeodium und Teilen der Radialstacheln. An Stelle des Kernes eine Blase mit Fettkügelchen . . . . . Vergr. 185 fach.

Fig. 3. Zentralkapsel mit 5 Blasen . . . . . Vergr. 185 fach.

Fig. 4. Zwölf Blasen mit Fettkügelchen im Innern der Zentralkapsel . . . . . Vergr. 185 fach.

Fig. 5. Isolierte Zentralkapsel. Neben dem eingedrückten Kern liegt eine Blase, deren Fetteilchen durch die Reagentien aufgelöst sind . . . . . Vergr. 185 fach.

Fig. 6. Schnitt durch eine Zentralkapsel wie in Fig. 5 dargestellt. Die oberhalb des eingedrückten Kernes gelegene Blase mit Fettkügelchen in ihrem Innern . . . Vergr. 220 fach.

Fig. 7. Zwei Blasen mit Fettkügelchen im Endoplasma. Der Kern ist durch die Druckwirkung der Blasen stark deformiert. Am obern Rande der Figur die Astropyle, unten rechts eine der beiden Nebenöffnungen . . . . . Vergr. 220 fach.

Fig. 8. Schnitt durch eine Zentralkapsel mit den umgebenden Phaeodiummassen. Im Endoplasma zahlreiche Blasen. Der Kern in Degeneration. Im Extracapsularium zwischen den Phaeodellen ebenfalls einzelne Blasen mit Fettkügelchen . Vergr. 220 fach.

Fig. 9. Der Kern ist verschwunden. Zwischen den vier in dem Schnitt liegenden großen Blasen ist nur noch wenig in Zerfall begriffenes Endoplasma sichtbar . Vergr. 220 fach.

Fig. 10. An Stelle des Kernes eine Blase mit Fettkügelchen. In dem die beiden Schichten der doppelten Blasenwandung von einander trennenden Zwischenraum ein glanzkörperartiges Gebilde. Das Endoplasma ist stark degeneriert . Vergr. 220 fach.

Fig. 11. Späterer Entwicklungszustand, Totalbild. Die die Blase ursprünglich umschließenden Endoplasmamassen sind vollständig verschwunden (vgl. mit Fig. 2) . Vergr. 185 faeh.

Fig. 12. Schnitt durch ein etwas weniger weit fortgeschrittenes Stadium als in voriger Figur dargestellt. Es sind noch geringe Reste des Endoplasmas vorhanden. Der innern Blasenwandung finden sich noch Reste der Kernsubstanzen angelagert.. Die Fetteilchen sind gelöst . . . . . Vergr. 220 fach.

Fig. 13. Aus der degenerierten Zentralkapsel hervorgegangene Blase, von Phaeodiummassen umgeben. Auch hier die Fettkügelchen gelöst; im Innern der Blase geringe Reste des Kerns . . . . . Vergr. 185 fach.

Fig. 14. Blase mit Fettkügelchen aus dem Extracapsularium; in der Umgebung der Blase Phaeodellen. Die Fettkügelchen sind hier in eine homogen erscheinende, sich mit Eosin färbende Substanz eingebettet . . . . . Vergr. 500 fach.

Fig. 1.

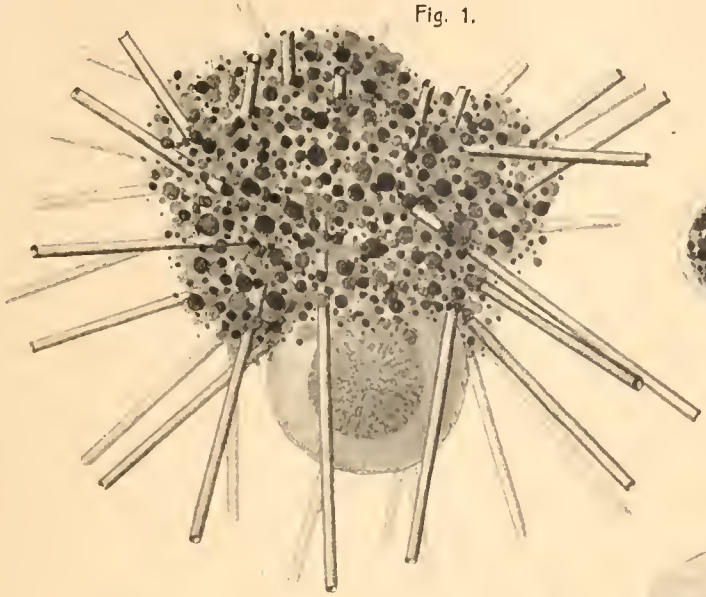
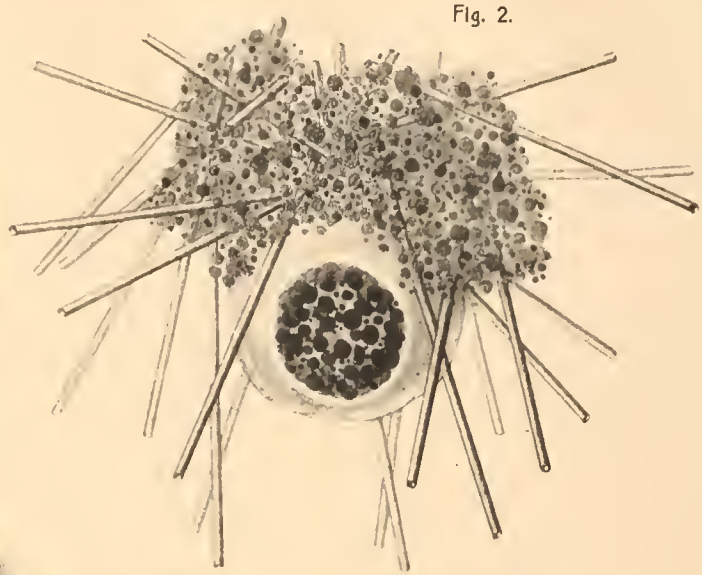


Fig. 2.



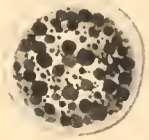


Fig. 11.

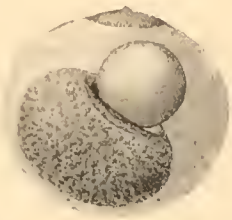


Fig. 5.

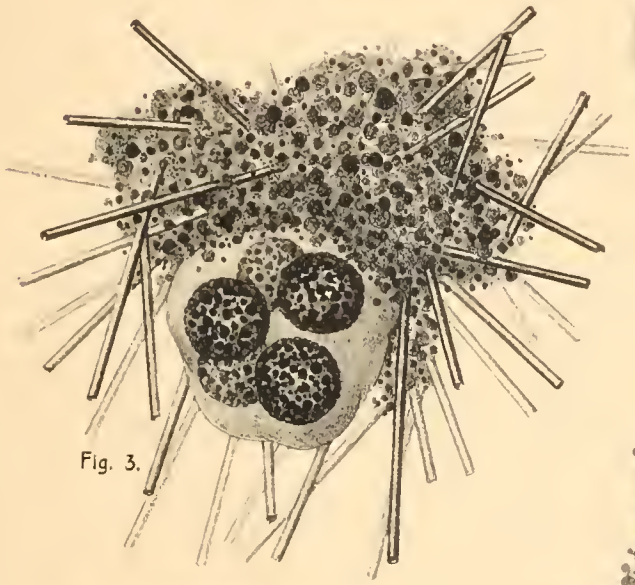


Fig. 3.

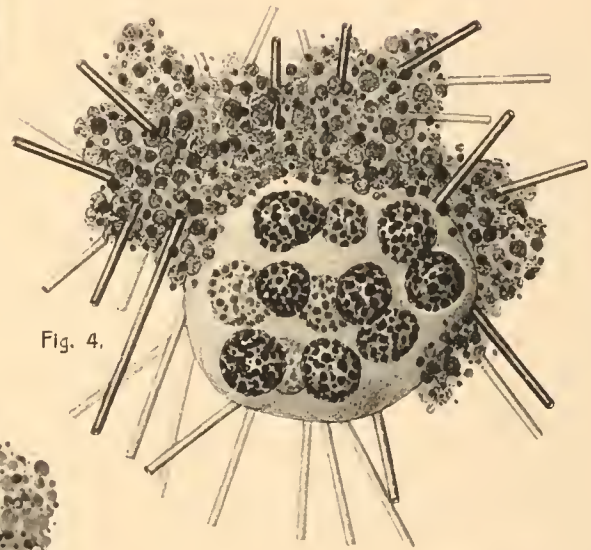


Fig. 4.

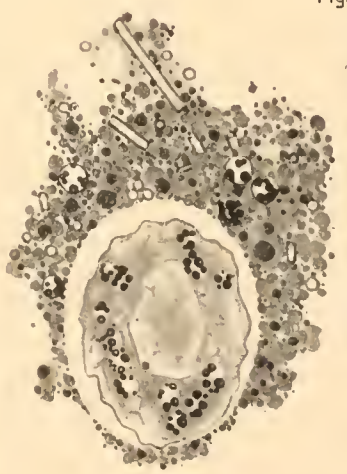


Fig. 8.

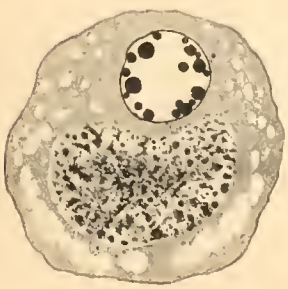


Fig. 6.

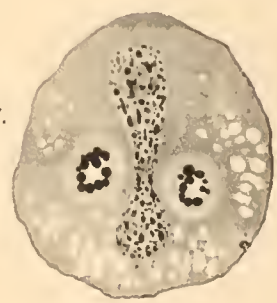


Fig. 7.

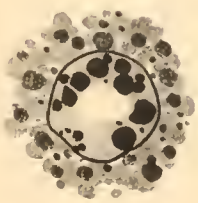


Fig. 14.

Fig. 12.

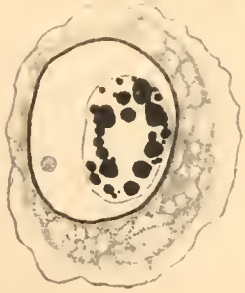


Fig. 10.

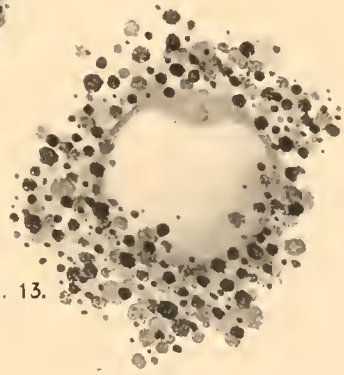


Fig. 13.

Fig. 9.

| | | |